



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Dirección General de Estudios de Posgrado

Facultad de Ciencias Biológicas

Unidad de Posgrado

**Estacionalidad de la comunidad de escarabajos
peloteros (*Coleoptera: scarabaeidae*) en un bosque
húmedo tropical inundable, Loreto, Perú**

TESIS

Para optar el Grado Académico de Magíster en Biodiversidad y
Gestión de Ecosistemas

AUTOR

Lidia Albina SULCA GARRO

ASESOR

Ana Asunción HUAMANTINCO ARAUJO

Lima, Perú

2017



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Sulca, L. (2017). *Estacionalidad de la comunidad de escarabajos peloteros (Coleoptera: scarabaeidae) en un bosque húmedo tropical inundable, Loreto, Perú*. [Tesis de maestría, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

VICEDECANATO DE INVESTIGACION Y POSGRADO

UNIDAD DE POSGRADO

Exped. N° 119-UPG-FCB-2014

**ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS PARA OPTAR AL GRADO ACADEMICO
DE MAGÍSTER EN BIODIVERSIDAD Y GESTION DE ECOSISTEMAS**

Siendo las 9:05 horas del día 6.10.2014 en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas, el Jurado Examinador presidido por:

Dra. Diana Fernanda Silva Dávila	e integrado por
Dr. Mauro Gilber Mariano Astocondor	(Miembro)
Mg. Mery Luz Suni Ninataype	(Miembro)
Mg. Edith Fanincia Rodríguez Quispe	(Miembro)
Dra. Ana Asunción Huamantincó Araujo	(Asesora)

Se reunió para la sustentación oral y pública de la Tesis para optar al Grado Académico de Magíster en Biodiversidad Y Gestión de Ecosistemas, que solicitara la Bachiller Doña **LIDIA ALBINA SULCA GARRO**.

Después de darse lectura al Expediente N° 119-UPG-FCB-14, en el que consta haberse cumplido con todas las disposiciones reglamentarias, los señores miembros del Jurado, recepcionaron la exposición de la Tesis Titulada:

“ESTACIONALIDAD DE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS PELOTEROS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) EN UN BOSQUE HÚMEDO TROPICAL INUNDABLE, LORETO, PERÚ” y formuladas las preguntas, éstas fueron absueltas por la graduando.



UNIDAD DE POSGRADO

Acto seguido el Jurado procedió a la votación la que dio como resultado el calificativo de: Muy Bueno con la nota de 18

A continuación la Presidente del Jurado Examinador recomienda que la Facultad proponga que la Universidad le otorgue el grado académico de Magíster en Biodiversidad y Gestión de Ecosistemas a la Bachiller Lidia Albina Aulca Jaro

Siendo las 10:30 se levantó la Sesión, recibiendo la graduando las felicitaciones de los señores miembros del Jurado y público asistente.

Se extiende la presente Acta en Lima, a los 06 días del mes de octubre del año 2017.

Dra. Diana F. Silva Dávila
Profesora Auxiliar a T. C.
PRESIDENTE

Dra. Ana A. Huamantincó Araujo
Profesora Principal a T.C.
ASESORA

Dr. Mauro G. Mariano Astocondor
Profesor Principal a D.E.
MIEMBRO

Mg. Mery L. Suni Ninataype
Profesora Principal a T. C.
MIEMBRO

Mag. Edith F. Rodríguez Quispe
Profesora Principal a T.C.
MIEMBRO

*A mis queridos padres, mi asesora y mi amado esposo
quienes fueron mi aliciente para concluir con
este trabajo.*

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento muy especial a Felipe Meza, Enith Dávila y Luz Huerto, quienes me apoyaron en las arduas labores de campo, sin su ayuda no hubiera podido realizar este trabajo.

Al señor Miguel Dávila y su esposa, por permitirme realizar mi estudio en su propiedad, así como ayudarme en mi estadía en Centro Poblado Miguel Grau.

A la Dra. Ana Huamantico y la Dra. Silva por su asesoramiento tan detallado y su infinita paciencia para el desarrollo del trabajo.

A Jorge Peralta y Hector Chuquillanqui por la asesoría estadística.

A mi esposo y mis padres, que son mi inspiración y ejemplo de perseverancia, disciplina y constancia.

A todos mis amigos, quienes han compartido conmigo, las salidas de campo, con anécdotas, historias, y presenciar los bellos paisajes de nuestro Perú.

ÍNDICE

Resumen	i
Abstract	iii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
3. HIPÓTESIS DE TRABAJO	11
4. OBJETIVOS	11
4.1. OBJETIVO GENERAL.....	11
4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	12
5. METODOLOGÍA.....	12
6. RESULTADOS	25
7. DISCUSIÓN	39
8. CONCLUSIONES.....	49
9. RECOMENDACIONES	50
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51
ANEXO.....	65

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Área de localización del estudio. En cuadro rojo, ubicación del área de estudio..... 13
- Figura 2.** Datos climatológicos mensuales (HR: humedad, Pp: precipitación y T°Max media: temperatura máxima media, T°Mix: temperatura mínima media) de 2013 proporcionados por SENAMHI. Los datos de HR (azul) y Pp (rojo) fueron destacados en los meses de colecta 14
- Figura 3.** Abundancia (log10) de especies de escarabajos peloteros colectadas en coprotrampas (azul) y necrotrampas (rojo) en Sarayacu, Loreto. (A) época húmeda, (B) época seca 29
- Figura 4.** Efecto de la variación estacional, espacial y tipo de cebo en especies de escarabajos peloteros (A) Riqueza (media \pm EE) (B) Abundancia (media \pm EE). (b) Abundancia (media \pm EE). En azul, época húmeda y en rojo, época seca. Barra vertical indica 95% de intervalo de confianza 33
- Figura 5.** Análisis no paramétrico escalamiento multidimensional (nMDS) que muestra una similaridad de Bray Curtis de 60%. A. entre las comunidades de escarabajos Scarabaeinae en Sarayacu, Loreto. B. entre los tipos de cebo (coprotrampas y necrotrampas) empleados y las temporadas (húmeda y seca)..... 35

LISTA DE ANEXOS

ANEXO 1. GALERÍA FOTOGRÁFICA.....62

Figura 6. Vista Satelital de área de localización del estudio. (a, b): Sitio de estudio denominado EM1, (c,d): Sitio de estudio denominado EM2 62

Figura 7. Imágenes del área del estudio. (a, b): Sitio de estudio denominado EM1, (c,d): Sitio de estudio denominado EM2. Ucayali, Loreto, 201363

Figura 8. Metodología de estudios. (a): Trampa con cebo, (b): *Canthon oinitoides* perchando, (c) *Onthophagus haematopus* percheando (d): escarabajos peloteros capturados en trampa con cebo en Ucayali, Loreto, 2013..... 64

Figura 9. Escarabajos peloteros del área de estudio. (a), *Canthon aequinoctialis*, (b). *Scybalocanthon zischkai*, (c). *Dichotomium mamilatus*, (d).*Onthophagus haematopus*... 65

Figura 10. Escarabajos peloteros del área de estudio. (g). *Deltochilum nr. peruanum*, (h). *Canthon quinquemaculatus*, (i).*Deltochilum amazonicum*, (j).*Coprophanaeus telamón*..... 66

ANEXO 2. ANÁLISIS DE MODELO GENERALIZADO LINEAL (GML)... 67

Cuadro 1. Análisis de modelo generalizado lineal para la riqueza de escarabajos peloteros.

Cuadro 2. Análisis de modelo generalizado lineal para la riqueza de escarabajos peloteros.

ANEXO 3. ANÁLISIS DE ANOSIM... 68

Figura 11. Histograma de la frecuencia del test de análisis de similaridad (ANOSIM) comparando las estaciones (húmeda y seca) 70

Figura 12. Histograma de la frecuencia del test de análisis de similaridad (ANOSIM) comparando los hábitats evaluados (restinga baja y restinga joven)... 70

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Coordenadas de los sitios de muestreo (EM1, EM2). Ucayali, Loreto. Enero y octubre de 2013.....	16
Tabla 2. Lista de especies de plantas predominantes registrados en cada estación de muestreo (EM1, EM2). Ucayali, Loreto. Enero y octubre de 2013	19
Tabla 3. Datos ambientales de la Estación Contamana en los meses de evaluación. Ucayali, Loreto. Enero y octubre de 2013). Fuente: SENAMHI, 2013	25
Tabla 4. Lista de especies de escarabajos Scarabaeinae registrados en cada temporada.TH: Temporada húmeda, TS: Temporada seca; Estaciones de muestreo (EM1, EM2); tipo de cebo (coprotrampas, necrotrampas). Ucayali, Loreto. Enero y octubre de 2013	26
Tabla 5. Lista de tribus y especies de los escarabajos Scarabaeinae (Scarabaeinae) colectados en Sarayacu, Loreto, Perú; con su respectivo relocalización de alimento (C: Cavador, R: Rodador, Re: Residente) y gremio alimenticio (G: generalista N: necrófago, C: coprófago, *: muestra preferencia) ND: no determinado. Ucayali, Loreto. Enero y octubre de 2013	30
Tabla 6. Número de individuos de escarabajos peloteros por grupo funcional en las dos estaciones del año y en los sitios evaluados	36
Tabla 7. Valor de indicador (IndVal) por grupo funcional y su relación con la estacionalidad y sitio de muestreo.....	37
Tabla 8. Valor de indicador (IndVal) por especie y su relación con la estacionalidad y espacialidad	38

RESUMEN

Este estudio se centró en obtener información sobre la diversidad de los escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) en un bosque de llanura meándrica en Loreto. La escasa información del efecto de la estacionalidad sobre la comunidad de escarabajos peloteros en este tipo de bosque condujo a la realización del presente estudio. Se establecieron dos sitios de muestreo (restinga baja y restinga joven), los que fueron evaluados tanto en época húmeda como en época seca; para ello se empleó un total de 320 trampas de caída cebadas. Los resultados muestran un total de 19 293 especímenes pertenecientes a 39 especies y seis tribus de Scarabaeinae.

Según el modelo lineal generalizado (GLM), la riqueza específica no mostró una diferencia significativa entre los periodos de estudio, lo que se explica por la poca variación estacional del recurso alimenticio. Con respecto a la abundancia, hubo diferencias marcadas debido a la fluctuación estacional de los escarabajos peloteros.

El análisis de similitud (ANOSIM) y ordenamiento, utilizando el método de escalamiento multidimensional (nMDS), muestra diferencias significativas en la composición de los escarabajos peloteros, por efectos de la estacionalidad y diferencias ente hábitats. En base al análisis de valor de indicador (IndVal), hubo diez especies indicadoras para la época húmeda (*Canthidium kiesenwetteri*, *Canthon aequinoctialis*, *Canthidium sp4.*, *Canthidium sp3.*, *Scybalocanthon zischkai*, *Deltochilum peruanum*, *Dichotomius mamillatus*, *Canthon quinquemaculatum*, *Onthophagus haematopus*, *Scybalocanthon imitans*); mientras que *Gromphas amazonica* fue la única especie indicadora para la época seca.

Se registraron 14 grupos funcionales, de los cuales cinco fueron indicadores de la época húmeda destacando las especies cavadoras coprófagas y pequeñas (CCP), así como las especies rodadoras generalistas y grandes (RGG); mientras que en la época seca no se registró grupos funcionales indicadores, posiblemente debido

a las diferencias fisiológicas de los escarabajos peloteros, como también a diferencias microclimáticas del suelo. Se registró una alta abundancia de escarabajos peloteros de tamaño pequeño (menor a 10 mm), y se considera que su eficiencia para obtener alimentos se debe a su capacidad de movilizarse rápidamente, característica que es ventajosa en los periodos de inundación.

Se concluye que los cambios estacionales afectaron la abundancia, la composición de especies y los grupos funcionales de la comunidad de escarabajos peloteros, asimismo, se considera que estos insectos son un grupo importante para ser monitoreados debido a su rápida respuesta ante cambios estacionales.

Palabras claves: escarabajos peloteros, Scarabaeinae, artropodofauna, bosques inundables, recambio de especies.

ABSTRACT

This study is focused on getting information on the diversity of the dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) in a flood plain forest in Loreto. Currently, there is sparse information on the effect of seasonality on the beetle community in this type of forests. In this study, two sampling sites (“restinga baja” and “restinga joven”) for collecting dung beetles were selected; the sampling was conducted during two periods (wet and dry season); the collecting technique was based on 320 baited traps. A total of 19 293 specimens belonging to 39 species and six tribes of Scarabaeinae beetles were collected.

Generalized linear model (GLM) analyses on the data show the richness did not differ significantly between seasons, which is explained by the little seasonal variation of the food resource. On the other hand, the abundance showed statistically significant differences between seasons, explained by seasonal fluctuation of the dung beetle communities.

The analysis of similarity (ANOSIM) and sorting, using the method of multidimensional scaling (nMDS) showed significant differences in the composition of the dung beetle communities due to the effects of seasonality and differences between habitats. The indicator value (IndVal) metric shows ten species as indicators of the wet season (*Canthidium kiesenwetteri*, *Canthon aequinoctialis*, *Canthidium* sp4, *Canthidium* sp3, *Scybalocanthon zischkai*, *Deltochilum peruanum*, *Dichotomius mamillatus*, *Canthon quinquemaculatum*, *Onthophagus haematopus*, *Scybalocanthon imitans*); while *Gromphas amazonica* is the only indicator species of the dry season.

There were 14 functional groups, of which five were indicators of the wet season, highlighting the tunnelers, coprophagous and small species (CCP), rollers, generalists and large species (RGG). No functional groups were recorded in the dry season possibly due to differences in physiological characteristics of beetles, as well as microclimate soil differences. There was a high abundance of small dung beetles

(less than 10 mm) because of their efficiency in getting food due to their ability to mobilize quickly, a characteristic that is advantageous in flood periods.

It can be concluded that seasonal changes affected the abundance, species composition and functional groups of the dung beetle communities. Also, these insects are an important group to be monitored because of their rapid response to the seasonal changes.

Keywords: dung beetles, Scarabaeinae, arthropodofauna, floodplain forests, species exchange.

1. INTRODUCCIÓN

Usualmente las decisiones sobre planes de conservación y selección de sitios prioritarios se basan en datos de riqueza específica y endemismo de plantas vasculares y un grupo pequeño de vertebrados, por ejemplo, aves o mamíferos (Margules y Pressey, 2000; Spector, 2006); sin embargo, este enfoque puede ser insuficiente considerando que estos grupos son poco diversos cuando se comparan con los insectos (Moritz *et al.*, 2001). A pesar de su riqueza y diversidad, los insectos, por lo general, no son considerados para monitoreos biológicos ni estudios sobre biodiversidad debido a que la mayoría de grupos son taxonómicamente poco conocidos. En marcado contraste, actualmente existe gran interés en determinados grupos de insectos cuyo estudio puede contribuir para la mejor toma de decisiones; entre ellos, los escarabajos Scarabaeinae, comúnmente llamados escarabajos peloteros; este grupo ha sido propuesto como indicador para el estudio de los aspectos básicos de la biodiversidad en bosques tropicales, así como para la evaluación y monitoreo de la relación entre estructura del hábitat y su grado de perturbación (Halffter y Favila, 1993; Favila y Halffter, 1997; Nichols *et al.*, 2007; Gardner *et al.*, 2008) gracias a que su taxonomía está bien conocida y sus protocolos de muestreo cuantitativo, probados en diversos estudios, ofrecen resultados convincentes (Spector y Forsyth, 1998). Además, estos insectos juegan un rol ecológico importante en varios procesos biológicos que ocurren en el ambiente como, por ejemplo, polinización, dispersión de semillas e incorporación de nutrientes al suelo (Estrada y Coates-Estrada, 1991), ya que las heces de los vertebrados tienen una proporción significativa de nutrientes originados de su dieta (Steinfeld *et al.*, 2006). Para los escarabajos peloteros, el suelo es un factor clave en su ciclo de vida, ya que se entierran en heces y/o carroñas para alimentarse y alimentar a sus crías, de esta forma están reubicando los nutrientes ricos en material orgánico dentro del suelo colaborando con los cambios de microorganismos (Yokoyama *et al.*, 1991; Halffter, 1991) e incorporan material dentro de las capas superiores del suelo lo que incrementa su fertilidad y consecuentemente la productividad de las plantas

(Cambefort, 1991a); además, los escarabeinos también son capaces de remover huevos de helmintos de la superficie del suelo (Miller, 1954).

Los escarabajos peloteros han recibido una gran atención en estudios ecológicos en bosques húmedos tropicales en la región Neotropical, aunque muy pocos trabajos basados en insectos han sido desarrollados en bosques inundables (Adis, 1988), por lo que este trabajo se centró en proporcionar información respecto a la diversidad de los escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de llanura meándrica con inundaciones periódicas. Para este fin, se examinó la variación de la riqueza específica, abundancia y composición entre las épocas húmeda y seca.

El estudio de la estacionalidad de los escarabajos peloteros permitirá conocer los cambios en su composición y entender cómo afrontan los periodos de inundaciones; igualmente, este estudio proporciona información relevante sobre los grupos funcionales en este tipo de bosque, hasta la fecha no existen datos publicados sobre estos insectos en la selva nororiental de Perú.

En el Perú, los bosques inundables están dentro del complejo de bosques de llanura meándrica, los cuales ocupan una superficie de 2 117 010 hectáreas, que representa el 1,65 % del territorio nacional (MINAM, 2015) y las mayores extensiones de esta comunidad se hallan en la Reserva Nacional Pacaya Samiria, la Zona Reservada de Güeppí (sector del río Lagartococha), y en el sitio Ramsar “Complejo de Humedales del Abanico del río Pastaza” (IIAP, 2004).

El presente estudio está enmarcado dentro del Plan de Acción Nacional de Diversidad Biológica 2014 – 2018 que tiene como uno de sus objetivos “Mejorar el estado de la biodiversidad y mantener la integridad de los servicios ecosistémicos que brinda” (MINAM, 2014).

2. ANTECEDENTES

2.1 Diversidad de escarabajos peloteros en el Perú y en el mundo

A nivel mundial se reconocen alrededor de 6 000 especies descritas de la subfamilia Scarabaeinae, repartidas en 234 géneros y 12 tribus. Gran parte de esta fauna se encuentra distribuida en la región Neotropical, aproximadamente 1 300 especies y alrededor de 70 géneros (Medina y Lopera, 2001). En el Perú, actualmente están registradas aproximadamente 200 especies de escarabajos peloteros (Larsen *et al.*, 2006). Diferentes autores han argumentado que la diversidad de especies de coprófagos en el Neotrópico se debe a fenómenos geográficos e históricos relacionados con la extinción de la megafauna mamífera y la expansión de bosques durante el pleistoceno (Gill, 1991; Cambefort, 1991 a, 1991b).

Figueroa *et al.* (2012) señalan que los estudios más antiguos de escarabajos peloteros en Perú empezaron con Erichson en 1847, quien registró 19 especies; seguidos, aproximadamente 100 años después, por los de Balthasar, quien registró 101 especies. Desde la última década, el conocimiento de estos insectos en el Perú va en aumento, así tenemos registros de inventarios en Madre de Dios (Grados *et al.*, 2010; Figueroa y Alvarado, 2011), como también revisiones de la taxonomía y distribución de algunos grupos de Scarabeinae (Figueroa *et al.*, 2012, Figueroa y Edmonds, 2015; Figueroa *et al.*, 2014; Edmonds y Figueroa, 2013).

2.2 Ecología de los escarabajos peloteros

Existen importantes estudios sobre la ecología de los escarabajos peloteros, los más destacados son los realizados en Colombia, México y Brasil, donde se concentran muchos grupos de investigadores enfocados en los Scarabaeinae. Una de las primeras fuentes es sobre la historia natural de los escarabajos peloteros (Halffter y Mathews, 1966); otro trabajo relevante sobre ecología, biogeografía y

biología de los escarabajos peloteros fue realizado por Hanski y Cambefort (1991), quienes hacen una revisión de las especies de África, América y Asia. En el Perú, existen algunos estudios ecológicos de escarabajos peloteros en el sudeste peruano tanto en Amazonía como en bosques andinos, destacando la alta riqueza de especies en varios lugares de Madre de Dios (río Palma Real, Estación Biológica Los Amigos y la Estación Biológica Cocha Cashu) como una de las más altas a escala mundial (Larsen, 2004; Larsen *et al.*, 2006; Larsen y Génier, 2008a, 2008b).

2.2.1 EFECTO DE LA ESTACIONALIDAD

Con respecto a estudios enfocados en el efecto de la estacionalidad sobre los escarabajos peloteros, Peck y Forsyth (1982) estudiaron la comunidad de escarabeinos en la Estación Biológica de Rio Palenque (Ecuador), donde registraron que la abundancia y la densidad de la población fue alta y estable en la transición de época húmeda a seca y además de observar una intensa competencia por las heces, vieron que la agresividad intraespecífica de los escarabeinos puede interferir en su comportamiento; ellos sugieren que los análisis basados en datos de abundancia y biomasa pueden proporcionar información importante para mejorar el entendimiento de las consecuencias ecológicas del cambio de hábitats sobre los escarabajos peloteros de bosques tropicales. Sin embargo, en un estudio realizado en Mandirituba, Paraná (Brasil), entre octubre 1983 y octubre 1984, se encontró que la abundancia estacional cambia en muchas especies, y que está correlacionada con las lluvias; así, la densidad poblacional mínima se registró en febrero, que fue el mes más seco durante el estudio (Stumpf, 1986). Años después, estudios de escarabajos peloteros con énfasis en los bosques tropicales han señalado que la agregación y la estacionalidad son características claves cuyas variaciones tienen importantes consecuencias más allá del nivel poblacional y afectan la composición de especies (Hanski, 1989).

2.2.2 EFECTO DEL TIPO DE BOSQUE

Hasta la fecha, sólo hay una publicación de escarabajos peloteros en bosques inundables, en este estudio, realizado en Leticia (Colombia), se reporta una mayor diversidad de especies en sitios de *terra firme* en comparación a los sitios de inundación anual (Peck y Forsyth, 1982).

Por otro lado, estudios en un bosque seco de México reportaron la importancia de la estacionalidad pluvial en la dinámica de las comunidades de los escarabajos peloteros; asimismo, se reporta la dominancia de algunas especies en lugares no perturbados, hasta ese momento dicha dominancia estaba relacionada únicamente a lugares perturbados (Andresen, 2005).

En la Zona Reservada Megantoni, Larsen (2004) evaluó los bosques primarios y secundarios, así como sitios totalmente abiertos y señala que la presencia de escarabajos peloteros grandes (≥ 10 mm) es un fuerte indicador de un lugar prístino y está relacionada a la presencia de una gran cantidad de mamíferos grandes. Posteriormente, se estudió los casos extremos de especialización en escarabajos peloteros de Madre de Dios, donde se empleó varios tipos de heces, registrándose nichos ecológicos inusualmente estrechos ocupados por estos escarabajos (Larsen *et al.*, 2006). Paralelamente, Horgan (2005) analizó la reducción de diversidad y biomasa de escarabajos peloteros en sitios deforestadas a causa de la agricultura comparándolas con un bosque nativo en San Ramon (Junín) y sugirió que una reducción en el número y, por lo tanto, la biomasa total de escarabajos atraídos a las heces, puede tener un mayor efecto sobre las tasas de descomposición que la pérdida de especies. Finalmente, Horgan (2006) también examinó el rol de la agregación en el mantenimiento de la diversidad de los escarabajos peloteros en el bosque montano tropical de los Andes Peruanos y los efectos de la deforestación en los patrones de agregación y pérdida de diversidad. Los resultados mostraron que las heces fueron colonizadas por un número mayor de especies en el bosque nativo que en el sitio deforestado; asimismo, hubo una variación considerable en la intensidad de la agregación intraespecífica e interespecífica en cada hábitat a diferentes escalas

espaciales y durante diferentes períodos de muestreo. El “modelo de agregación de coexistencia” citado por Horgan (2006) predice que una agregación fuerte e independiente de especies a través de un recurso efímero promueve la coexistencia de especies y mantiene la diversidad.

En la literatura reciente, también se encuentran trabajos enfocados en los efectos de las actividades antropogénicas sobre los escarabajos peloteros, es así que Escobar y Chacón de Ulloa (2000) cuantificaron los cambios en riqueza, abundancia y composición a través de una gradiente de sucesión en un bosque de montaña localizado al sur occidente de Colombia y determinaron el uso de los distintos ambientes por parte de los escarabajos; destacan la idea que el efecto de barrera impuesto por las zonas abiertas sobre la fauna de escarabeinos y de aves insectívoras decrece con la presencia de sitios en crecimiento secundario; también registran en la Reserva Natural La Planada que la mayoría de especies típicas de bosque primario ingresan a zonas de bosque secundario y algunos de los sitios estudiados presentan poblaciones bien establecidas. Otro estudio (Estrada y Coates-Estrada, 2002) describe las comunidades de escarabajos peloteros presentes en un tramo continuo de bosque prístino en la selva baja comparándolos con un grupo de bosques fragmentados y una zona de agricultura con un mosaico vegetal en Los Tuxtlas (México), reportando que la interferencia del tipo de mosaico puede contribuir al sostenimiento del número de especies y población de escarabajos peloteros. Así mismo, Halffter y Arellano (2002) realizan muestreos en Veracruz (México) en dos hábitats similares diferenciados en que uno de ellos es empleado para la actividad ganadera; ellos evalúan la cubierta vegetal y la disponibilidad de alimentos y encuentran que la cobertura vegetal es el factor determinante para la riqueza de las especies de escarabajos peloteros; por lo que sugirieron que la mayor influencia de las actividades del hombre sobre estas comunidades involucra los efectos de actividades relacionadas con la cobertura vegetal, es decir, bosques que han sido modificados en algún grado por el hombre, si es que mantiene una adecuada cobertura vegetal, posiblemente mantendrá las especies del bosque original; en el caso de las regiones tropicales antes cubiertas por bosques, los cambios inducidos por el ser humano, y en menor grado, otras especies, puede afectar la supervivencia

de especies restringidas a bosques y permitir la invasión de especies nativas de sitios abiertos.

En Brasil se realizaron investigaciones relevantes como las de Vulinec (2002), quien evaluó el efecto de hábitats perturbados (bosque primario, bosque en proceso de regeneración y zona muy degradada) en Rondonia, Amazonas y Pará sobre los gremios de escarabajos peloteros que participan en el proceso de dispersión de semillas, concluyendo que la mayoría de gremios decrece en los hábitats perturbados, en especial en zonas muy degradadas, afectando seriamente la dinámica de dispersión de semillas en los bosques tropicales; sin embargo, se observó que algunos niveles de perturbación todavía permiten una suficiente actividad para dispersar semillas preservándose así esta función ecosistémica. La composición de la comunidad de escarabajos peloteros puede tener un efecto en la dispersión de semillas, y se sugiere que la división clásica de los gremios en rodadores, cavadores y residentes no dan una visión completa en las formas que tienen estos escarabajos para enterrar las semillas (Vulinec, 2002). También se ha estudiado la recuperación de la comunidad de escarabajos peloteros en un hábitat fragmentado en bosque tropical (Quintero y Roslin, 2005); para ello, se tomaron los datos obtenidos en 1986 y 1989 en el mismo lugar y se aplicó la misma metodología; los resultados muestran que el bosque secundario soporta una comunidad de insectos similar al bosque continuo, y se concluye que la comunidad de escarabajos peloteros del sitio fragmentado retornó a un estado original en menos de dos décadas. Al mismo tiempo, Scheffler (2005) comparó la distribución y diversidad de escarabajos peloteros en un bosque intacto y en tres distintas perturbaciones por actividades antropogénicas (tala selectiva, bosque muy deforestado y zonas de pastoreo) en Pará; este autor registró una composición similar de especies de escarabajos peloteros en bosque con tala selectiva y bosque intacto, aunque muy diferente en bosque muy deforestado y zonas de pastoreo y sugiere que la cobertura vegetal tiene gran efecto sobre las comunidades de escarabajos peloteros. Quintero y Halffter (2009) evaluaron los cambios en la diversidad de los escarabajos peloteros a través del tiempo en distintos hábitats de una selva lluviosa tropical fragmentada (Manaos) comparando colectas realizadas en el mismo sitio y siguiendo la misma

metodología seguida en el año 1986 y el 2000; en ese estudio, se concluye que el desarrollo de vegetación secundaria favoreció la interconexión entre los fragmentos y bosque continuo permitiendo la recuperación de la comunidad de escarabajos peloteros en estos sitios.

Otro avance importante para el mejor entendimiento e interpretación de los efectos antropogénicos sobre los escarabajos peloteros se dio con estudios basados en datos de varias publicaciones como los de Nichols *et al.* (2007) quienes realizaron un meta-análisis sobre las consecuencias del cambio de paisaje en el bosque tropical utilizando los escarabajos peloteros y demostraron que mientras la tala y agricultura intensiva condujeron a una importante reducción en la diversidad, los usos de suelo que mantienen un alto grado de cobertura forestal y relativa complejidad vegetal (tales como bosques secundarios) mantienen una comunidad de escarabajos peloteros similar a una de sitios intactos, asimismo, la abundancia en la comunidad de escarabeinos declina a consecuencia de la perturbación antropogénica. Sin embargo, Gardner *et al.* (2008) señalan que las diferencias geográficas y la influencia de limitaciones en el diseño de muestreo, pueden explicar por qué otros estudios dan una visión optimista del valor de la conservación en lugares antropizados; también reportan una disminución de la abundancia de escarabajos peloteros en el bosque secundario y bosque con plantaciones evaluados con respecto al bosque intacto y sostienen la importancia de evaluar la abundancia y biomasa de estos insectos en respuesta a los cambios de paisajes.

2.3 Importancia de los escarabajos peloteros como bioindicadores

Los escarabajos peloteros son propuestos por Halffter y Favila (1993) como especies indicadoras de análisis de biodiversidad apropiados para los bosques tropicales, ya que son un grupo bien definido taxonómicamente, fácil de monitorear, donde su comunidad cambia en el bosque y sitios deforestados, por lo que son útiles como instrumento de medición de las consecuencias de los cambios o transformación parcial de los ecosistemas de bosques.

Halffter y Favila (1993) se basan en los siguientes parámetros para la selección de los escarabajos peloteros como bio-indicadores:

1. Grupo monofilético, taxonómicamente bien definido.
2. Especialización de hábitat de algunas especies.
3. Amplitud de ocupación de hábitats y rango geográfico.
4. Funcionalmente importantes en los ecosistemas.
5. Asociados a otros taxones, especialmente mamíferos.
6. Método de captura estandarizado para muestreos cuantitativos.

En estos últimos años, donde los servicios ecosistémicos toman gran importancia, se ha resumido las funciones ecológicas y los servicios ecosistémicos que los escarabajos peloteros nos brindan. Por ejemplo, la manipulación del excremento durante el proceso de alimentación facilita una serie de procesos ecosistémicos, tales como dispersión de semillas, reciclamiento de nutrientes y la supresión de parásitos (Nichols *et al.*, 2008).

2.4 Bosque de llanura meándrica

En Perú más del 12% del territorio se compone de llanuras aluviales inundadas por los grandes ríos, estas áreas son fuentes de abastecimiento de la mayor parte de los recursos naturales que son extraídos en la región y permiten el sostenimiento de la mayoría de las poblaciones rurales (Kvist y Nebel, 2000). Según Nebel *et al.* (2000), estos bosques están influenciados por procesos fluviales dinámicos que causan complejas condiciones medio ambientales ligadas a las inundaciones generando un escenario desigual con hábitats entremezclados y relativamente pequeños, caracterizados por diferentes condiciones medioambientales y etapas de sucesión. Asimismo, Rodríguez (1990) señala que los suelos aluviales inundables constituyen un recurso de importancia en el desarrollo de la selva baja, principalmente en los departamentos de Loreto y Ucayali. Estos bosques son más atractivos para la agricultura comparado con sitios de *terra firme*, debido a que presentan suelos muy fértiles a consecuencia de su sedimentación anual, además tienen fácil acceso fluvial por su cercanía con los ríos principales

facilitando el transporte de los productos (Kvist y Nebel, 2000). Por otro lado, aunque la mayor parte del uso forestal en la Amazonía peruana ha sido para subsistencia, los pueblos indígenas y otros (ribereños y colonos) también desarrollan actividades comerciales que involucran la tala de especies con un alto valor comercial (López y Freitas, 1990).

El bosque de llanura meándrica se encuentra dentro del conjunto de estos bosques de llanura aluvial y ocupa una superficie de 2 117 010 hectáreas que representa el 1,65 % del territorio nacional, se desarrolla en la planicie de inundación de los ríos amazónicos con poca pendiente y de forma meándrica (MINAM, 2015). Este bosque se caracteriza por presentar el relieve relativamente plano con microondulaciones, expuesto a inundaciones estacionales, por tanto, con sedimentos fluviales recientes (BIODAMAZ, 2004). Debido al proceso de inundación anual origina una flora pionera que invade o coloniza los suelos recientemente formados en las barras deposicionales (agregaciones de sedimento en forma lateral), estableciendo así un orden cronológico de la vegetación, encontrándose la de mayor edad hacia las partes interiores de la llanura meándrica (MINAM, 2015). La dinámica de los ríos, así como la migración del curso de sus canales causados por las inundaciones anuales de los bosques inundables genera un mosaico de bosques (Salo *et al.*, 1986). En estudio se llevó a cabo en dos hábitats: restinga baja y restinga joven. La restinga baja a menudo aparece en tierra creada por los depósitos del canal y en típica forma de meandro, compuesto de largas estrechas aristas cortadas por bajiales (Kvist y Nebel, 2000), tienen familias predominantes como Euphorbiaceae, Myrtaceae, Olacaceae y Flacourtiaceae (Nebel *et al.*, 2001). Mientras que la restinga joven es producto de deposiciones recientes en el cinturón de meandros, con ciertas valiosas especies pioneras como la *Calycophyllum spruceanum* y *Ficus insípida* (Kvist y Nebel, 2000). En general, se registran especies de *Zanthoxylum* sp. “hualaja”, *Protium* sp. “copal”, *Symphonia globulifera*, “azufre caspi”, *Guarea* sp. “requia”, *Virola* sp. “cumala”, *Maquira coriacea* “capinurí”, *Parkia* sp. “pashaco”, *Eschweilera* sp. “machimango”, *Xylopia* sp. “espintana”, *Licania* sp. “apacharama”, *Iriarte* sp. “huacrapona”, *Oenocarpus bataua* “ungurahui”, *Socratea exorrhiza* “cashapona”, *Astrocaryum* spp.

“huicungo”, *Phytelephas macrocarpa* “yarina” y *Euterpe precatoria*. “huasaí” (Encarnación, 1993).

Existen muchos estudios enfocados en la vegetación enfocados en sus adaptaciones fisiológicas (López Parodi y Freitas, 1990). Mientras que en el caso de los invertebrados, Adis y Junk (2002) refieren que la predictibilidad de las inundaciones en los grandes ríos Amazónicos favorece el desarrollo de características morfológicas, fenológicas, fisiológicas y de adaptaciones de comportamiento con numerosas interacciones. Las comunidades biológicas de las planicies de inundación están estructuradas por la frecuencia de inundación, la amplitud de la inundación y la previsibilidad de la inundación (Junk *et al.*, 1989)

La fertilidad del suelo no es uniforme, varía según el origen del río, la acumulación y descomposición de materia orgánica y lixiviación (Berg *et al.*, 1987). Por otro lado, según Lamotte (1990), la diferencia del nivel de agua entre creciente y vaciante es de 9-10 m. Asimismo, el periodo de creciente ocurre entre los meses de enero a abril, mientras que el vaciante ocurre de julio a octubre, los otros meses son considerados como transicionales (Barthem *et al.*, 1995).

3. HIPÓTESIS DE TRABAJO

- La composición y estructura de la comunidad de escarabajos peloteros de un bosque de llanura meándrica cambia debido a fluctuaciones estacionales.

4. OBJETIVOS

Objetivo general:

- Determinar el efecto de la estacionalidad sobre la comunidad de escarabajos peloteros en un bosque de llanura meándrica.

Objetivos específicos:

- Determinar la composición, riqueza y abundancia de la comunidad de escarabajos peloteros.
- Determinar la estructura de la comunidad de escarabajos peloteros.
- Examinar la tasa de recambio e identificar si hay especies características de época húmeda y época seca.

5. METODOLOGÍA

5.1 ÁMBITO DE ESTUDIO:

5.1.1 UBICACIÓN

El muestreo se realizó a orillas del río Ucayali, frente al Centro Poblado Miguel Grau, ubicado en el distrito de Sarayacu, provincia de Ucayali, Loreto (Figura 1). La localidad corresponde a la formación ecológica bosque húmedo tropical (ONERN, 1976) y tipo de cobertura vegetal de bosque de llanuras meándricas (Bllm) (MINAM, 2015), con su mosaico de bosques. Este bosque está interrelacionado con la ocurrencia de flujos estacionales del volumen de agua y la carga sedimentaria de las crecientes de los ríos, por lo que temporalmente se inunda. Estos factores determinan la presencia de especies vegetales adaptadas a inundaciones temporales

(BIODAMAZ, 2004) y el bosque se encuentra en una dinámica constante debido a la erosión y la deposición ocasionada por el río Ucayali (López Parodi y Freita, 1990).

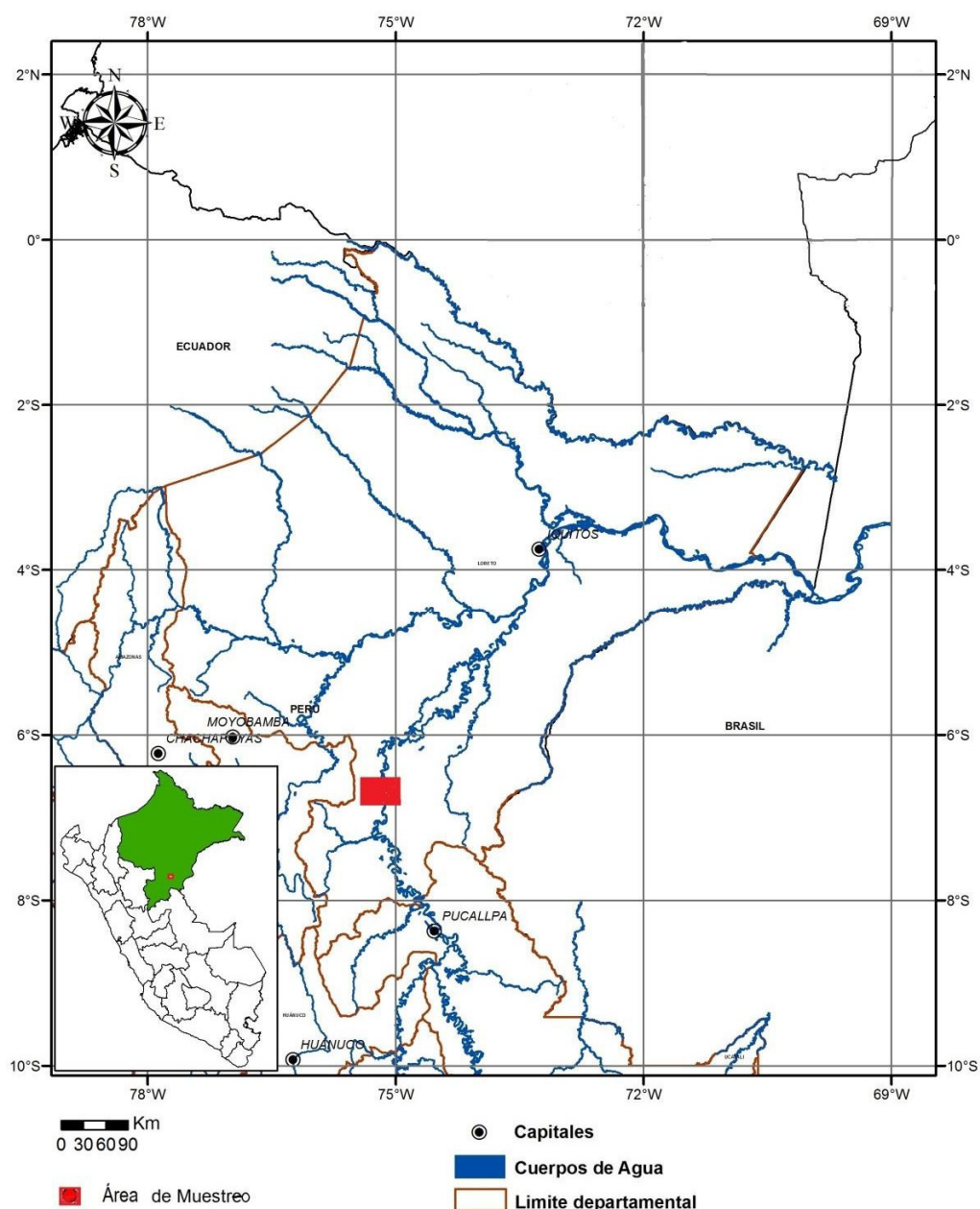


Figura 1. Localización del estudio. En cuadro rojo, ubicación del sitio de estudio.

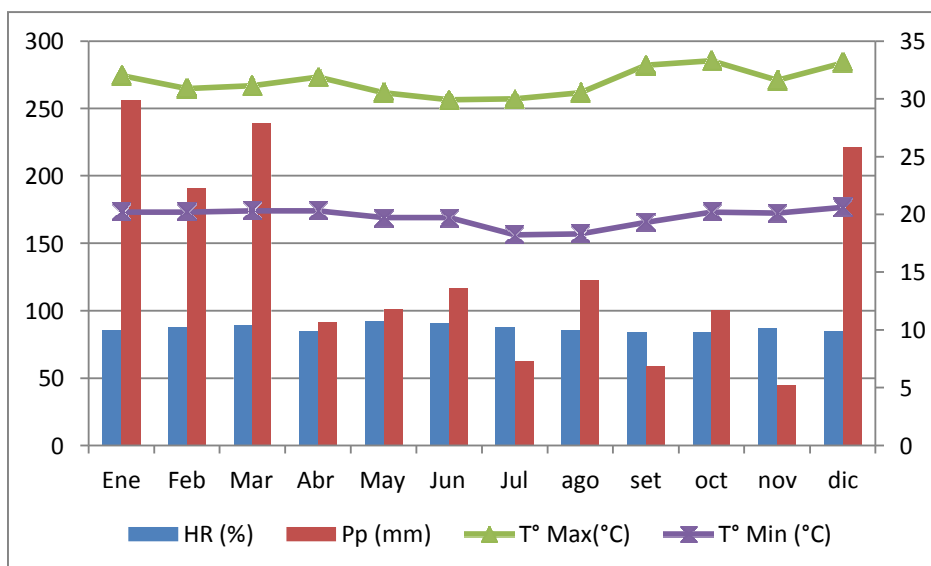


Figura 2. Datos climatológicos mensuales (HR: humedad, Pp: precipitación y T°Max media: temperatura máxima media, T°Min: temperatura mínima media) de 2013 proporcionados por SENAMHI. Los datos de HR (azul) y Pp (rojo) representan los valores en los meses de colecta.

Clima

Los datos de clima (Figura 2) provienen de registros obtenidos el año 2013 por la estación meteorológica de Contamana del Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI), esta estación es la más cercana al sitio de estudio, ubicada en el distrito de Contamana, provincia de Ucayali, a 181 msnm, con coordenadas 7°17'1"/74° 55'1", se encuentra aproximadamente a 80 km del sitio de estudio.

Los principales parámetros meteorológicos muestran un comportamiento casi uniforme: la temperatura es elevada, con un promedio de 26°C; las lluvias son intensas durante todo el año, alcanzan una media de 1 600 mm y presentan un ligero incremento en los meses de noviembre a abril y una disminución en los meses de mayo a octubre; los vientos son suaves, con velocidades que clasifican como calmas y ventolinas, y una dirección predominante de norte a sur.

Hidrología

Los caudales medios mensuales del río Ucayali y de las subcuencas estudiadas presentan los periodos de creciente durante los meses de enero a abril; y vaciante, en los meses de julio a octubre, los otros meses son considerados como transicionales (Barthem *et al.*, 1995).

Suelo

Según los estudios de suelo los bosques de llanura aluvial cerca al río Ucayali presentan baja fertilidad natural expresada principalmente por el bajo nivel de fósforo, nitrógeno y potasio disponible (WalshPeru, 2010).

5.1.2 DISEÑO DE ESTUDIO

Se establecieron dos sitios de muestreo (Anexo 1: Figura 2b), georreferenciados según el sistema de coordenadas sexagesimal (Datum WGS84; Tabla 1); para ello se basó en la clasificación de Kvist y Nebel (2000). Los sitios de muestreo fueron ubicados aproximadamente a 150 (EM2) y 250 metros (EM1) del margen del río y distanciados 300m entre sí. En cada lugar se establecieron 2 líneas de trampas (transectos) paralelas al río, con una longitud aproximada de 300 m cada una, y separadas 50 m entre sí, esta distancia es recomendada para los estudios en los que se desea determinar la preferencia de un recurso por escarabajos peloteros (Filgueiras *et al.*, 2009). En cada transecto se ubicó 10 trampas de caída con cebo, a una distancia de 30 m una de otra (Silva, 2011; Villarreal *et al.*, 2006), en total se emplearon 320 trampas (2 épocas x 2 sitios de muestreo x 4 veces x 2 transectos x 10 trampas). El uso de trampas cebadas provee un método rápido, económico y relativamente imparcial para obtener datos sobre diversidad y abundancia de artrópodos (Spector y Forsyth, 1998).

Se utilizó 2 tipos de cebos: vísceras de pescado podrido “necrotrampa” y heces humanas “coprotrampa”, distribuyéndose un tipo de cebo en cada línea de

trampa; las trampas fueron revisadas en un intervalo de 48 horas al cabo del cual, los insectos fueron retirados de las trampas y colocados dentro de bolsas de polipropileno y conservados en alcohol de 96%, procediéndose al recebado de las trampas (Villarreal *et al.* 2006). Se consideró que las heces humanas y las vísceras de pescado podrido son cebos complementarios que permiten capturar tanto a las especies coprófagas como necrófagas. El recebar para obtener repeticiones es habitualmente empleado en estudios sobre diversidad de escarabajos peloteros (Gardner *et al.* 2008, Marsh *et al.*, 2013; Feer, 2008; Spector y Ayzana, 2003), dado que estos escarabajos son excelentes voladores, y buscan activamente sus alimentos por olor (Larsen y Forsyth, 2005).

Tabla 1. Coordenadas de los sitios de muestreo (EM1, EM2). Ucayali, Loreto. Enero y octubre de 2013.

Sitio	Transecto	Altura (msnm)	Coordenadas	
			Latitud	Longitud
Restinga baja EM1	T1 inicio	148	6°37'9.14''	75°4'16.62''
	T2 final	151	6°37'10.8''	75°4'16.95''
Restinga joven EM2	T1 inicio	126	6°36'48.9''	75°4'48.96''
	T2 final	130	6°36'50.86''	75°4'50.85''

5.1.3 DESCRIPCIÓN DEL SITIO DE ESTUDIO

El sitio de estudio corresponde al bosque de llanura meándrica, donde el relieve es relativamente plano con microondulaciones, expuesto a las inundaciones estacionales, por tanto, con sedimentos fluviales recientes; sin embargo, se pueden observar algunas diferencias en el bosque por el grado de inundación al que está expuesto como también por la estructura de la vegetación (Salo, *et al.* 1988) (Tabla 2); así, se logró diferenciar dos tipos de sitios para el muestreo (EM1 y EM2). En la época húmeda (enero) se apreció una inundación más intensa en el sitio de muestreo 2 (EM2).

Sitio de muestreo 1 - EM1 (Anexo 1: Figura 2a, b)

Se consideró a EM1 como restinga baja, debido a que se registró plantas de formación leñosa secuencial (Tabla 2), más madura, árboles más vigorosos y dosel más desarrollado como *Calycophyllum spruceanum*, *Hura crepitans* y *Chorisia integrifolia*, dicha formación vegetal a menudo aparece en tierra creada por los depósitos del canal y en típica forma de meandro, compuesto de largas y estrechas aristas cortadas por bajiales (Kvist y Nebel, 2000).

Se encuentra a 150 msnm y presenta aproximadamente 70% de cobertura vegetal, compuesta por árboles de 25 m de altura, arbustos, lianas; hojarasca de 3 a 5 cm. La fisionomía del bosque es continua, con árboles vigorosos y dosel desarrollado, que pueden superar los 25 metros de altura con predominancia de palmeras y árboles. Destacan *Hura crepitans* Linnaeus “catahua”, *Eschweilera* sp. “machimango”, *Chorisia integrifolia* “lupuna”, *Calycophyllum spruceanum* “capirona”, varias especies de *Inga* “shimbillos”, *Calophyllum brasiliense* “lagarto caspi”, *Aniba* sp. “moena”, *Virola* sp. “cumala”; palmeras como *Mauritia flexuosa* “aguaje”, *Euterpe precatoria* “huasai”, *Socratea exorrhiza* “cashapona”, *Iriartea deltoidea* “huacrapona”, *Phytelephas macrocarpa* “yarina”, *Wettinia* sp., *Geonoma* sp., *Alchornea castaneifolia* “Iporuro”, entre otras; además de lianas y epifitas. Se observó presencia de mamíferos, *Prionomys maximus* Kerr “armadillo”; *Ateles belzebuth* Geoffroy “Mono araña” y *Lagothrix poeppigii* Schinz “Mono choro”.

Sitio de muestreo 2 - EM2 (Tabla 2, Anexo 1: Figura 2c,d)

Se consideró a EM2 como restinga joven, dicha formación vegetal se caracteriza por ser producto de deposiciones recientes en el cinturón de meandros y debido a la migración del río (Kvist y Nebel, 2000). La mayoría de los bosques del cinturón de meandro son jóvenes y se caracterizan por presentar algunas especies pioneras valiosas como *Cecropia* spp, *Ficus insípida*, *Gynerium sagittatum*, *Tessaria integrifolia* (BIODAMAZ, 2004;). Según Kvist y Nebel (2000) y Salo *et al.*, (1986),

estas especies tienden a prevalecer en las restingas jóvenes, ya que se regeneran en condiciones abiertas. En EM2 dominan especies asociadas a orillas de río (Tabla 2), en su mayoría herbáceas como *Gynerium sagittatum*, *Alchornea castaneifolia*, especies cultivadas de *Citrus* (*Rutacea*) y *Mangifera* sp. y especies de crecimiento secundario como *Vismia* sp. y *Cecropia* sp..

Se encuentra a 130 msnm. Presenta aproximadamente 30% de cobertura vegetal, hojarasca de 1 a 2 cm, predominan los arbustos de 10 m de altura. Las especies vegetales predominantes en abundancia fueron *Grias* sp. “sachamango”, *Piper* sp “santa maría”, *Spondias dulci* “taperiba”, *Gynerium sagittatum* “caña brava”, *Cecropia* sp. “cetico”, *Mauritia flexuosa* “aguaje”, *Euterpe precatoria* “huasai”, *Inga* sp. *Pariana* sp, *Thoracocarpus* sp., *Tessaria integrifolia* “pájaro bobo”. Además de algunas frutas como *Annona cherimola* “chirimoya” y *Citrus limón* “limón”. Por otro lado, no se observó presencia de mamíferos en los días en que se realizó la fase de campo.

Tabla 2. Lista de especies de plantas predominantes registradas en los sitios de muestreo (EM1, EM2). En enero y octubre de 2013.

Familia	Nombre científico	Nombre común	EM1	EM2
Annonaceae	<i>Annona cherimola</i> Miller	chirimoya		x
Arecaceae	<i>Euterpe</i> sp.		x	
	<i>Euterpe precatoria</i> Martius	huasai	x	
	<i>Geonoma</i> sp.		x	
	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pavón	huacrapona	x	
	<i>Mauritia flexuosa</i> Linnaeus filius	aguaje	x	x
	<i>Socratea exorrhiza</i> Martius	cashapona	x	
	<i>Phytelephas macrocarpa</i> Ruiz & Pavón	yarina	x	
	<i>Wettinia</i> sp.		x	
Asteraceae	<i>Tessaria integrifolia</i> Ruiz & Pavón	pájaro bobo		x
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> Linnaeus	mango		x
Bombacaceae	<i>Chorisia integrifolia</i> Ulbrich	lupuna	x	
Euphorbiaceae	<i>Hura crepitans</i> Linnaeus	catahua	x	
Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i> sp.	machimango	x	
Fabaceae	<i>Inga</i> spp.	shimbillos	x	
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess	lagarto caspi	x	
Lauraceae	<i>Aniba</i> sp.	moena	x	
Myristicaceae	<i>Virola</i> sp.	cumala	x	
Lecythidaceae	<i>Grias</i> sp.	sachamango	x	x
Euphorbiaceae	<i>Alchornea castaneifolia</i> Bonpland ex. Willdenow	lporuro	x	
Piperaceae	<i>Piper</i> spp.	santa maría		x
Anacardiaceae	<i>Spondias dulcis</i> Parkinson	taperiba		x
Cyclanthaceae	<i>Thoracocarpus</i> sp.		x	x
Poaceae	<i>Gynerium sagittatum</i> Fusée-Aublet	caña brava		x
Poaceae	<i>Pariana</i> sp.			x
Rubiaceae	<i>Calycophyllum spruceanum</i> Benth	capirona	x	
Rutaceae	<i>Citrus limon</i> Linnaeus	limón		x
Urticaceae	<i>Cecropia</i> sp.	ceático		x

5.1.4 PERIODO DE COLECTA

Las colectas fueron realizadas en dos épocas: la época húmeda, en la segunda semana de enero y la época seca, en la primera semana de octubre de 2013. La unidad de muestreo es la línea de trampas (10 trampas de caída por cada tipo de cebo), así mismo, se obtuvo cuatro repeticiones temporales por cada tipo de cebo (recambio de trampas con un intervalo de 48 horas) en cada lugar evaluado.

5.1.5 CARACTERIZACIÓN VEGETAL

Para la determinación del tipo de bosque se utilizaron los estudios de Diversidad de Vegetación de la Amazonia Peruana expresada en un Mosaico de Imágenes de Satélite (BIODAMAZ, 2004); asimismo, se empleó el Mapa Nacional de Cobertura Vegetal (MINAM, 2015) y el EIA Prospección Sísmica 2D y Perforación Exploratoria Lote 134 y 158 (WalshPeru, 2010), cuyo campamento base fue establecido cerca de los sitios de muestreo. Asimismo, para la caracterización de cada lugar se tomaron muestras botánicas y fotografías de la vegetación. La determinación de las muestras fue realizada por Roger Soplin, colaborador del Herbario de la Universidad Nacional de la Amazonia Peruana.

5.1.6 COLECTA DE LOS ESCARABAJOS PELOTEROS

Para la colecta se usaron las trampas de caída con cebo (Halffter y Mathews, 1966; Hanski y Cambefort, 1991) (Anexo 1: Figura 3a); cada trampa consiste en un recipiente de plástico, de 1 litro de capacidad, enterrado al nivel del suelo, conteniendo aproximadamente 400cc de agua más detergente para romper la tensión superficial. Sobre la trampa, a unos 5 cm de altura, permanece suspendido el cebo (heces humanas o vísceras de pescado) envuelto en gasa. Para la colecta se procedió a decantar el agua y trasvasar las muestras en una bolsa de polipropileno.

Las muestras fueron fijadas con alcohol etílico al 96% para su traslado a gabinete y se tomaron los datos de colecta.

5.2 FASE DE LABORATORIO

En gabinete, se procedió a limpiar y separar los especímenes de escarabajos peloteros (Anexo 1: Figura 3c, 3d) de los otros grupos de artrópodos capturados, disponiéndolos en frascos independientes conteniendo alcohol etílico al 96%, asegurándose siempre de mantener los datos de colecta.

La identificación taxonómica se hizo hasta el nivel más fino posible, una parte de los especímenes colectados fueron preparados en alfileres entomológicos y otros fueron almacenados en frascos de plástico con alcohol etílico al 90% debidamente rotulado. El material biológico fue depositado en el Departamento de Entomología del Museo de Historia Natural. Posteriormente se cuantificó el número de individuos por taxón identificado, y se creó una matriz de trabajo en Microsoft Excel.

Para la clasificación se empleó las claves de Vaz-de-Mello (2011). Así mismo, se trabajó consultando la colección entomológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, las identificaciones se realizaron con la asistencia de Felipe Meza y Luis Figueroa, taxónomos especialistas en Scarabaeinae.

Se elaboró un listado clasificando la forma de transporte de sus excrementos tomando en cuenta que muchos de los escarabajos peloteros usan una de las tres estrategias de relocalización alimenticia relacionada con funciones ecológicas (Figura 3). Halffter y Edmonds (1982) clasificaron por tribus a los escarabajos peloteros según el tipo de anidación: a) Especies **cavadoras** (nido paracóprido) entierran el estiércol en túneles cerca de la fuente del alimento; b) especies **rodadoras** (nido telecóprido) transportan el estiércol a cierta distancia horizontal, antes de enterrarlo bajo la superficie del suelo; c) especies **residentes** (nido endocóprido) se reproducen en el mismo estiércol, esta estratificación funcional permite a los escarabajos peloteros minimizar la intensidad competitiva por el alimento y espacio y también

proteger los alimentos de las condiciones ambientales adversas (Halffter y Edmonds, 1982).

El tamaño se definió como pequeño (menor de 10 mm) y grande (mayor o igual a 10 mm) (Escobar *et al.*, 2008). Para la determinación de gremios alimenticios, se comparó la presencia/ausencia de las especies registradas en cada tipo de cebo (coprotrampas y necrotrampas). Se siguió el siguiente criterio: (1) Coprófaga (las especies que solo fueron recolectadas usando cebo humano), si más del 75% de los individuos de una especie se capturaba en coprotrampas; (2) necrófaga (especies que solo fueron recolectadas usando pescado en descomposición) en caso de que más del 75% de los individuos de una especie se colectara en necrotrampas; (3) generalista (a las especies encontradas en los dos tipos de cebo), si la especie no estaba dentro de las categorías anteriores (Navarrete y Halffter, 2008).

Según Halffter *et al.* (2001), el grupo funcional permite una serie de deducciones según la estructura y funcionamiento del ecosistema, por lo que los escarabajos se clasificaron en grupos funcionales independientemente de la especie con base a su dieta, relocalización de alimentos y tamaño. Se combinaron los tipos de relocalización, dieta y tamaño obteniéndose 14 tipos de grupos funcionales (Tabla 6).

5.3 ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

Para determinar si existían diferencias significativas de la riqueza específica y abundancia se utilizaron regresiones en forma de modelos lineales generalizados (GLM), tomando en cuenta los efectos de la interacción del factor estacional, espacial y tipo de cebo sobre la riqueza específica y la abundancia de los escarabajos peloteros, utilizando el paquete Statistica 8 (StatSoft Inc, 2007). Cabe mencionar que se consideró a la espacialidad como un factor debido a la marcada diferencia en la estructura del bosque. El GLM es un procedimiento ANOVA en el cual los cálculos se realizan utilizando un enfoque de regresión de mínimos cuadrados para describir la

relación estadística entre uno o más predictores y una variable de respuesta continua (StatSoft Inc, 2007). Se empleó el efecto “full factorial” entre todos los factores. Full factorial permite estudiar el efecto de cada factor, así como la interacción entre los factores sobre la variable respuesta (StatSoft Inc, 2007).

Con el fin de determinar la existencia de diferencias significativas ($p < 0.05$) en la composición de los escarabajos peloteros entre las épocas (diferencia estacional) y los sitios de muestreo (diferencia espacial) se realizó el análisis de similitud (ANOSIM) a dos vías cruzado, empleando como factores las épocas y los sitios de muestreo. Este análisis comprende dos pruebas: en la primera, la hipótesis nula (H_{01}) indica que no hay diferencias estacionales en la composición de escarabajos peloteros; en la segunda, la hipótesis nula (H_{02}) indica que no hay diferencias espaciales en la composición de escarabajos peloteros. Para cada prueba se calcula de forma independiente el estadístico Global R, el cual varía entre 0 y 1, e indica la relación que tiene la composición de especies con el factor; los valores cercanos a 1 indican que la composición de especies está altamente relacionada con el factor, y los valores cercanos a cero indican que no hay relación. Adicionalmente, se origina un nivel de significancia para rechazar o no la hipótesis nula; en niveles inferiores al 5% se rechazan las hipótesis nulas (Clarke y Warwick, 2001), lo que significa que existe diferencia significativa de la composición de especies entre los niveles de un factor. Previamente al ANOSIM se construyó una matriz de similitud (índice de Bray-Curtis) con las abundancias relativas previamente transformadas ($\log X + 1$). Para analizar gráficamente los patrones de distribución estacional y por tipo de cebo se aplicó el Análisis no Paramétrico de Escalamiento Multidimensional (nMDS). Este análisis se realizó con el programa Primer 6 (Clarke y Gorley, 2006).

Finalmente, se utilizó el algoritmo Valor Indicador o IndVal. Este método combina las mediciones del grado de especificidad de una especie en un estado ecológico (ej. Tipo de hábitat), y su fidelidad (frecuencia de ocurrencia dentro del mismo estado ecológico) (Dufrêne y Legendre, 1997). Indval tiene numerosas ventajas sobre otros medidores usados para establecer bioindicadores ecológicos, por ejemplo, se calcula independientemente para cada especie, y no hay

restricciones en la manera que los sitios (hábitat) son categorizados, pueden ser agrupados subjetivamente o cuantitativamente (McGeoch y Chown, 1998). Las especies con alta especificidad y alta fidelidad dentro de un hábitat tienen un valor indicador alto (Mc Geoch *et al.*, 2002). Aquellos valores de IndVal mayores que 70% se consideraron como especies o grupos indicadores (con alta fidelidad y especialidad dentro de un estado ecológico). Aquellas especies con valores de IndVal entre 50% y menores que de 70% fueron consideradas como detectoras (debido a que poseen diferentes grados de preferencia para diferentes estados ecológicos con especificidad intermedia) (Mc Geoch *et al.*, 2002). El análisis de los datos se llevó a cabo en dos niveles, considerando las especies y los grupos funcionales se agruparon por sitio de muestreo (EM1, EM2) y por estacionalidad (época seca y húmeda) y se muestran las especies estadísticamente significativas (Test de MonteCarlo, $p < 0,05$). Este análisis se realizó con el programa R, usando el paquete labdsv (Roberts, 2010), los resultados fueron expresados en %, debido a que la función empleada no lo hace.

6. RESULTADOS

6.1. Análisis ambiental

Con respecto a los datos climatológicos (Tabla 3, Figura 2), se registraron valores (promedio mensual) más altos de precipitación en la época húmeda (256.2 mm vs 100.2); en tanto que la humedad relativa, así como la temperatura no muestran mayor variación entre las dos épocas estudiadas (Tabla 3, Figura 2).

Tabla 3. Datos ambientales de la Estación Contamana en el año 2013. Ucayali, Loreto. En negro, los meses de colecta (enero y octubre). Fuente: SENAMHI, 2013

Mes	Humedad relativa media mensual (%)	Precipitación total mensual (mm)	Temperatura máxima media mensual (°C)	Temperatura mínima media mensual (°C)
Ene	86	256.2	32.0	20.2
Feb	88	190.9	30.9	20.2
Mar	89	238.6	31.1	20.3
Abr	85	91.4	31.9	20.3
May	92	101.1	30.5	19.7
Jun	91	116.6	29.9	19.7
Jul	88	62.4	30.0	18.2
Ago	86	122.6	30.5	18.3
Set	84	59.1	32.9	19.3
Oct	84	100.2	33.3	20.2
Nov	87	44.7	31.6	20.1
Dic	85	221.6	33.1	20.6

6.2. Composición de los escarabajos peloteros

Los resultados muestran un total de 39 especies de escarabajos peloteros, distribuidas en seis tribus (Tabla 4, Figura 4). Para el sitio EM1 se registró 39 especies; 35 especies con 14 431 individuos en la época húmeda y 28 especies con 1 991 individuos en la época seca, siendo las especies dominantes *Onthophagus haematopus* Harold 1875, *Canthon quinquemaculatum* Castelnau 1840 y *Canthon*

aequinoctialis Harold 1868. Por otro lado, para el sitio EM2 se registró 33 especies; 25 especies con 1 814 individuos en la época húmeda y 26 especies con 1 057 individuos en la época seca.

Tabla 4. Lista de especies de escarabajos peloteros registrados en un bosque inundable de Loreto, en enero y octubre de 2013. Sitios de muestreo (EM1, EM2); tipo de cebo (copro: coprotrampas, necro: necrotrampas).

Especie	Época húmeda				Época seca			
	EM1		EM2		EM1		EM2	
	Necro	Copro	Necro	Copro	Necro	Copro	Necro	Copro
Tribu Ateuchini								
<i>Canthidium</i> sp.1	17	10				25		8
<i>Canthidium</i> sp.2	4	15	1	10	1	2		6
<i>Canthidium</i> sp.3	142	382	14	59		1		4
<i>Canthidium</i> sp.4	66	233	37	80		1		
<i>Canthidium</i> sp.5	10	39	4	15		2		1
<i>Canthidium kiesenwetteri</i> (Harold, 1867)	147	41	30	38			2	3
<i>Canthidium onitoides</i> (Perty, 1830)	64	235		1		14		
<i>Uroxys</i> sp.1	20	30				1		1
<i>Uroxys</i> sp.2	5	5				4		6
<i>Uroxys</i> sp.3	12	16	1	15		2		
<i>Uroxys</i> sp.4		4						5
<i>Uroxys</i> sp.5						1		1
Tribu Canthonini								
<i>Canthon aequinoctialis</i> (Harold 1868)	1002	2489	14	251	3	181	1	42
<i>Canthon brunneus</i> (Schmidt, 1922)	2	47	1	1				
<i>Canthon quinque maculatus</i> (Castelnau, 1840)	799	251	224	133	205	19	52	3
<i>Canthon mutabilis</i> (Lucas, 1857)		4	12	6				2
<i>Canthon sericatus</i> (Schmidt, 1922)	2	6				1	40	5
<i>Canthon juvenicus</i> (Schmidt, 1922)	2						1	
<i>Deltochilum peruanum</i> (Paulian, 1938)	436	388	118	57	53	9	36	13
<i>Deltochilum amazonicum</i> (Bates, 1887)		1				1		
<i>Pseudocanthon sp1</i>						1		1
<i>Scybalocanthon nr. aereus</i>	44	20	2	2				
<i>Scybalocanthon imitans</i> (Harold, 1868)	169	75	6	33		2	10	30
<i>Scybalocanthon zischkai</i> (Martinez, 1949)	104	108	10	35	6	20	1	1
<i>Scybalocanthon aff. moniliatus</i>					2	17		

Especie	Época húmeda				Época seca			
	EM1		EM2		EM1		EM2	
	Necro	Copro	Necro	Copro	Necro	Copro	Necro	Copro
<i>Sylvicanthon bridarollii</i> (Martinez, 1949)	1	3						
Tribu Coprini								
<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	144	240	2	21		16		3
<i>Dichotomius worontzowi</i> (Pereira, 1942)		2		3				
<i>Ontherus pubens</i> (Génier, 1996)	27	78	3	23		24		10
Tribu Eurysternini								
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	3	4				2		
<i>Eurysternus cayennensis</i> (Castelnau, 1840)	28	11	2					1
<i>Eurysternus gracilis</i> (Génier, 2009)	7							
<i>Eurysternus foedus</i> (Guérin-Méneville, 1844)	1	52		2		2		
<i>Eurysternus hamaticollis</i> (Balthasar, 1939)	3	175		7		7		1
Tribu Onthophagini								
<i>Onthophagus haematopus</i> (Harold, 1875)	493	5654	70	442	1	1233	2	573
<i>Onthophagus marginicollis</i> (Harold, 1880)	2	4	1	12				86
Tribu Phanaeini								
<i>Coprophanæus telamon</i> (Erichson, 1847)					4			
<i>Gromphas amazonica</i> (Bates, 1870)	2	5	2	12	2	123	5	100
<i>Oxysternon lautum</i> (Macleay, 1819)	3	43		2		3		1
TOTAL	3761	10670	554	1260	277	1714	150	907

Las especies dominantes fueron *Onthophagus haematopus* Harold 1875, *Canthidium onitoides* Perty 1830, *Canthon quinquemaculatus* Castelnau 1840, *Gromphas amazonica* Bates 1870, *Canthon aequinoctialis* Harold 1868, *Dichotomius mamillatus* Felsche 1901, *Ontherus pubens* Génier (Figura 3). En ambas épocas, EM1 presentó mayor abundancia de escarabajos peloteros (Tabla 3, Figura 3). *Gromphas amazonica* Bates, 1870, *Onthophagus marginicollis* Bates 1870, *Canthon mutabilis* Lucas, 1857 tuvieron más presencia en la época seca (Tabla 4, Figura 3).

Durante la época húmeda, las especies más abundantes fueron *O. haematopus* (41%), *C. aequinoctialis* (23.12%), *C. quinquemaculatus* (8.67%). Mientras que, en la época seca, las especies más abundantes fueron *Onthophagus*

haematopus (59.4%), *Canthon quinquemaculatus* (9.16%), *Gromphas amazonica* (7.55%).

Las especies que se presentaron solamente en la época húmeda fueron *Canthon brunneus* Schmidt 1922, *Scybalocanthon nr. aereus*, *Sylvicanthon bridarollii* Martinez 1949, *Dichotomius worontzowi* Pereira 1942, *Eurysternus gracilis* Génier 2009. Mientras que las especies que solamente se registraron en la época seca fueron *Uroxys* sp.5, *Scybalocanthon aff. moniliatus*, *Coprophanaeus telamon* Erichson 1847 (Tabla 4).

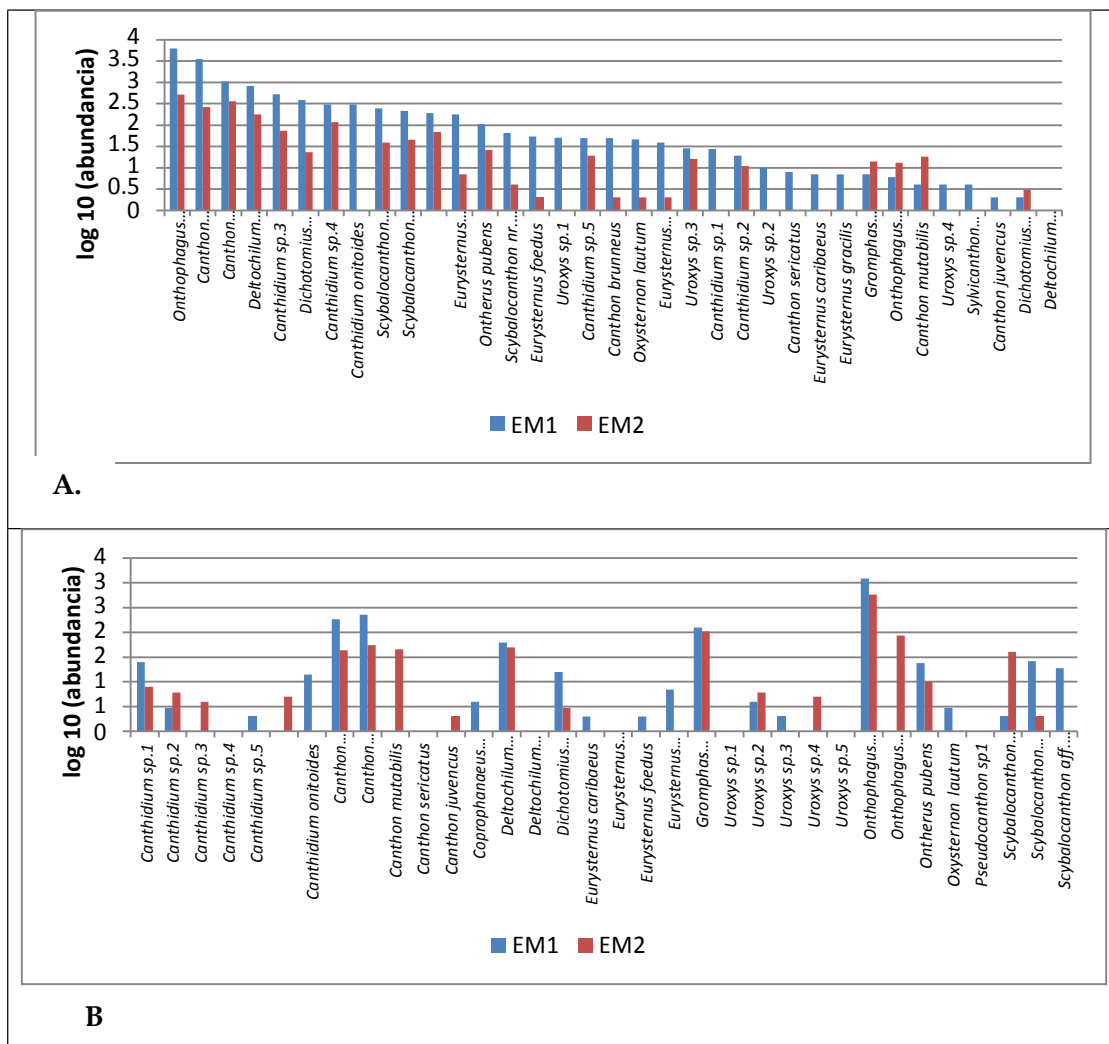


Figura 3. Abundancia (\log_{10}) de especies de escarabajos peloteros colectadas en coprotrampas (azul) y necrotrampas (rojo) en Sarayacu, Loreto. (A) época húmeda, (B) época seca.

Con respecto al modo de relocalizar los alimentos, las especies cavadoras fueron las predominantes (20 especies), seguidas por las especies rodadoras con 14 especies, mientras que las residentes solo estuvieron conformadas por cinco especies. Por otro lado, el gremio alimenticio dominante correspondió al de las especies generalistas (17 especies); 20 especies fueron especialistas, de las cuales solamente cuatro mostraron preferencia por las necrotrampas (Tabla 5). Finalmente, las especies de tamaño pequeño fueron predominantes con 25 especies (Tabla 6).

Tabla 5. Lista de tribus y especies de escarabajos peloteros colectadas en Sarayacu, Loreto, en enero y octubre de 2013; con su respectiva relocalización de alimento (C: Cavador, R: Rodador, Re: Residente), tipo de dieta (G: generalista N: necrófago, C: coprófago) y tamaño.

Especie	Relocalización de alimento	Tipo de dieta	Tamaño
Tribu Ateuchini			
<i>Canthidium</i> sp.1	C	G	pequeño
<i>Canthidium</i> sp.2	C	C	pequeño
<i>Canthidium</i> sp.3	C	G	pequeño
<i>Canthidium</i> sp.4	C	C	pequeño
<i>Canthidium</i> sp.5	C	C	pequeño
<i>Canthidium kiesenwetteri</i>	C	G	pequeño
<i>Canthidium onitoides</i>	C	C	pequeño
<i>Uroxys</i> sp.1	C	G	pequeño
<i>Uroxys</i> sp.2	C	G	pequeño
<i>Uroxys</i> sp.3	C	G	pequeño
<i>Uroxys</i> sp.4	C	C	pequeño
<i>Uroxys</i> sp.5	C	C	pequeño
Tribu Canthonini			
<i>Canthon aequinoctialis</i>	R	G	grande
<i>Canthon brunneus</i>	R	C	pequeño
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	R	G	grande
<i>Canthon mutabilis</i>	R	G	pequeño
<i>Canthon sericatus</i>	R	N	pequeño
<i>Canthon juvenicus</i>	R	N	pequeño
<i>Deltochilum peruanum</i>	R	G	grande
<i>Deltochilum amazonicum</i>	R	C	grande
<i>Pseudocanthon</i> sp1	R	C	pequeño
<i>Scybalocanthon nr. aereus</i>	R	G	grande
<i>Scybalocanthon imitans</i>	R	G	pequeño
<i>Scybalocanthon zischkai</i>	R	G	pequeño
<i>Scybalocanthon aff. moniliatus</i>	R	C	pequeño
<i>Sylvicanthon bridarollii</i>	R	G	pequeño
Tribu Coprini			
<i>Dichotomius mamillatus</i>	C	G	grande
<i>Dichotomius worontzowi</i>	C	C	grande
<i>Ontherus pubens</i>	C	C	pequeño
Tribu Eurysternini			
<i>Eurysternus caribaeus</i>	Re	G	grande

Especie	Relocalización de alimento	Tipo de dieta	Tamaño
<i>Eurysternus cayennensis</i>	Re	G	pequeño
<i>Eurysternus gracilis</i>	Re	N	grande
<i>Eurysternus foedus</i>	Re	C	grande
<i>Eurysternus hamaticollis</i>	Re	C	grande
Tribu Onthophagini			
<i>Onthophagus haematopus</i>	C	C	pequeño
<i>Onthophagus marginicollis</i>	C	C	pequeño
Tribu Phanaeini			
<i>Coprophanaeus telamon</i>	C	N	grande
<i>Gromphas amazonica</i>	C	C	grande
<i>Oxysternon lautum</i>	C	C	grande

6.3. Distribución estacional y espacial de los escarabajos peloteros

La riqueza específica no mostró diferencias significativas con respecto a la interacción entre la estacionalidad, el sitio y el tipo de cebo ($F_{1,24} = 0.15$; $p=0.7$) (Figura 4A, Anexo 2). Del mismo modo, al analizar la interacción de estacionalidad y el tipo de cebo no hubo diferencia significativa de la riqueza ($F_{1,24} = 0.41$; $p=0.52$). Por el contrario, al considerar la interacción de la estacionalidad y sitio de muestro, sí hubo diferencias significativas ($F_{1,24} = 0.14$; $p= 0.00$) (Anexo 2). Se consideró la interacción de los tres factores porque es conveniente considerar a los factores más importantes que influyen en la comunidad de escarabajos peloteros. En la época húmeda se observó un ligero incremento de la riqueza específica, cabe mencionar que en EM1 hubo diferencias marcadas entre las dos épocas, mientras que en EM2 las diferencias fueron menos notorias (Figura 4). Por otro lado, en las coprotrampas se obtuvo mayor riqueza específica, siendo más notorio en EM1, en tanto que en EM2 no hubo diferencias marcadas entre ambos tipos de cebo (Figura 4).

Con respecto a la abundancia, se observaron diferencias significativas en relación a la interacción de los tres factores (estacional, espacial y tipo de cebo) (F

1,24 =5.65; $p=0.026$) (Figura 4B, Anexo 2). De igual forma, al considerar la interacción de estacionalidad y el sitio, hubo diferencia significativa de la abundancia ($F_{1,24} =25.29$; $p=0.00$) o entre la estacionalidad y tipo de cebo ($F_{1,24} =5.44$; $p=0.028$) (Anexo 2). En la época húmeda se registró mayor abundancia de escarabajos peloteros en EM1, donde hubo un notorio contraste entre ambas épocas; por el contrario, en EM2 las diferencias fueron poco notorias (Tabla 4).

Por otro lado, la Figura 4B también muestra una mayor abundancia de escarabajos necrófagos en EM1, lugar donde se registró el mayor número de escarabajos capturados con las coprotrampas en la época húmeda; mientras que en EM2, las variaciones estacionales entre tipos de cebos fueron ligeras.

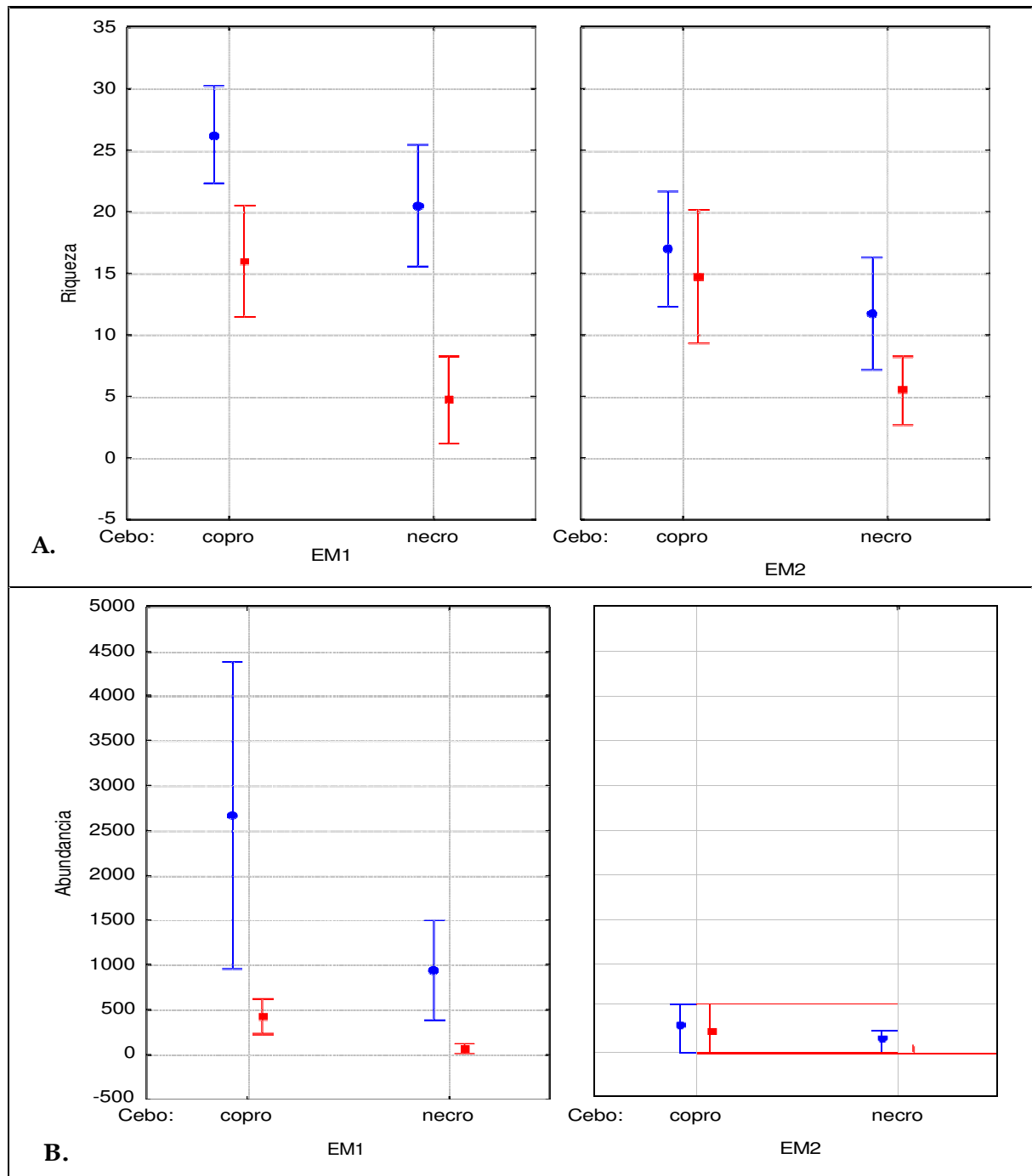


Figura 4. Efecto de la variación estacional, espacial y tipo de cebo en especies de escarabajos peloteros (A) Riqueza (media \pm EE) (B) Abundancia (media \pm EE). (b) Abundancia (media \pm EE). En azul, época húmeda y en rojo, época seca. Barra vertical indica 95% de intervalo de confianza.

El análisis de similitud (ANOSIM) muestra que la composición de especies de escarabajos peloteros si está relacionada con cambios estacionales (épocas seca y húmeda) ($R= 0.554$ y $p= 0.001$) exhibiendo diferencias significativas entre ambos sitios de muestreo (EM1 y EM2) ($R= 0.467$ y $p= 0.001$). Por lo tanto, existen diferencias estacionales y espaciales en la composición de la comunidad de escarabajos peloteros (Anexo 3).

El análisis de agrupamiento de los escarabajos peloteros, utilizando el análisis no paramétrico de escalamiento multidimensional (nMDS) mostró grupos bien definidos con un 60% de similitud y un valor de stress significativo (0.08). Con respecto a la época húmeda, se formaron dos agrupaciones grandes, el primero estuvo conformado por casi todas las unidades de muestreo de EM1 y la otra agrupación conformada por un conglomerado de unidades de muestreo de EM2. En la época seca, existió mayor dispersión de grupos, así, se observan dos grupos bien definidos en cada sitio de muestreo (Figura 5A). Con respecto a la agrupación considerando el tipo de cebo, en la época húmeda hubo mayor aglomeración, por lo que no se distinguió las capturas según el tipo de cebo. Por el contrario, en la época seca se observó mayor dispersión de estos insectos, ya que en cada sitio de muestreo se formó dos grupos, cada uno conformado por los escarabajos capturados en cada tipo de cebo (coprotrampas y necrotrampas), aunque hubo tres unidades de muestreo que fueron muy disimiles por lo que no presentaron ninguna agrupación (Figura 5B).

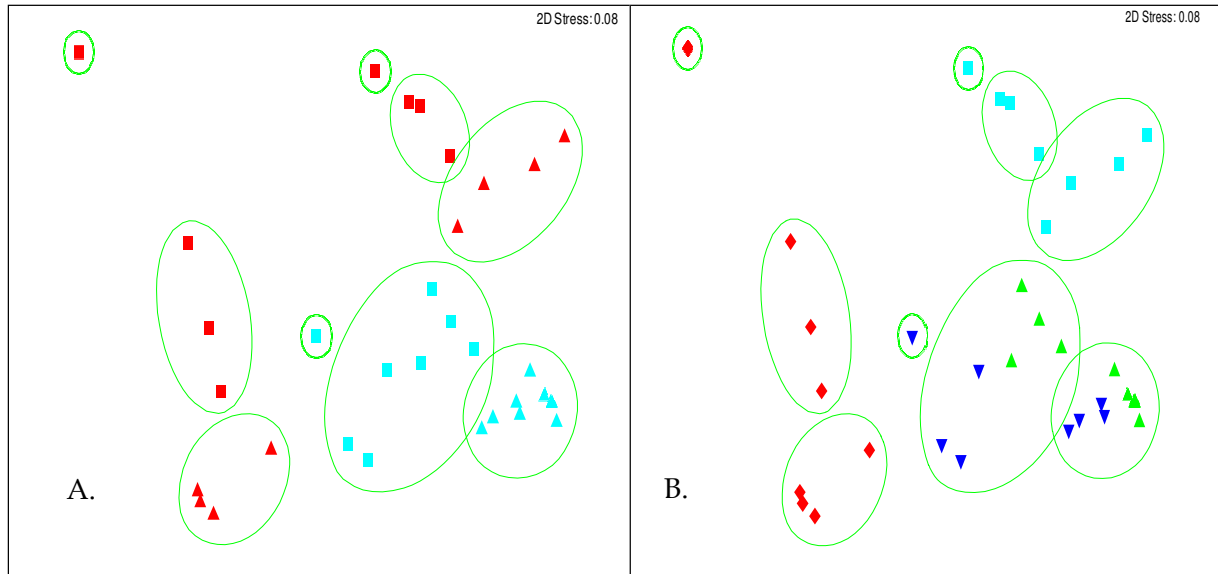


Figura 5. Análisis no Paramétrico de escalamiento multidimensional (nMDS) que muestra una similaridad de Bray Curtis de 60%. **A.** entre las comunidades de escarabajos peloteros en Sarayacu, Loreto. Cuadrado celeste: EM1 en época húmeda; triángulo celeste: EM2 en época húmeda; cuadrado rojo: EM1 en la época seca; triángulo rojo: EM2 en época seca. **B.** entre los tipos de cebo (coprotrampas y necrotrampas) empleados y las épocas (húmeda y seca). Cuadrado celeste, época seca empleando coprotrampas; rombo rojo, época seca empleando necrotrampas; triángulo verde, época húmeda empleando coprotrampas; triángulo invertido azul, época húmeda empleando necrotrampas.

6.4 Grupos funcionales

Se determinó 14 grupos funcionales (Tabla 6). En la época húmeda, fueron abundantes las especies cavadoras coprófagas y pequeñas (CCP), seguidas por las especies rodadoras generalistas y grandes (RGG) con 7627 y 6230 individuos respectivamente. De igual manera, en la época seca ambos grupos funcionales fueron dominantes con 1963 y 617 individuos pertenecientes a CCP y RGG respectivamente. Los grupos funcionales abundantes en EM1 fueron las especies cavadoras generalistas y pequeñas (CGP), y grandes (CGG), así como las rodadoras generalistas pequeñas (RGP). Por el contrario, en EM2 no se registró un grupo funcional representativo.

Tabla 6. Número de individuos de escarabajos peloteros por grupo funcional en las dos estaciones del año y en los sitios evaluados. Sitios de muestreo (EM1, EM2).

Grupo funcional	Época húmeda		Época seca	
	EM1	EM2	EM1	EM2
Cavador coprófago grande	55	19	128	106
cavador generalista pequeño	6928	699	1279	684
Cavador generalista grande	384	23	16	3
cavador generalista pequeño	827	157	33	24
cavador necrófago grande	0	0	4	0
Rodador coprófago grande	1	0	1	0
Rodador coprófago pequeño	49	2	20	1
Rodador generalissta grande	5429	801	470	147
Rodador generalista pequeño	464	102	28	44
Rodador necrófago pequeño	10	0	1	46
Residente coprófago grande	231	9	9	1
Residente generalista grande	7	0	2	0
Residente generalista pequeño	39	2	0	1
Residente necrófago grande	7	0	0	0
Total	14431	1814	1991	1057

Por otro lado, considerando la estacionalidad, los grupos funcionales solamente tuvieron indicadores estadísticamente significativos en la época húmeda. Estos grupos fueron los correspondientes a las especies cavadoras, generalistas y pequeñas (CGP), debido a su alto valor indicador de 94.5%, seguidos por las especies que se encuentran dentro del grupo funcional de los rodadores, generalistas y grandes (RGG) con una fidelidad y especificidad de 91% (Tabla 7).

En el caso de los sitios de muestreo, el grupo funcional indicador de EM1 fue RGG con un valor de 86.2%, los otros grupos funcionales tuvieron valores de detección, es decir con una fidelidad y especificidad intermedia, estos fueron los

grupos de cavadores, coprófagos pequeños (CCP), cavadores generalistas grandes (CGG) y los rodadores coprófagos pequeños (RCP). Mientras que en EM2 no hubo grupo funcionales estadísticamente significativos para considerarlos como indicadores (Tabla 7).

Tabla 7. Valor de indicador (IndVal) por grupo funcional y su relación con la estacionalidad y sitio de muestreo. P value= valor de significancia; EH= Época húmeda; ES= Época seca; I= Indicador; D= Detectora.

ÉPOCA					
Grupo Funcional	IndVal (EH)	IndVal (ES)	Group	p value	Categoría
CGP	94.5%	3.1%	EH	1.00E-04	I
RGG	91.0%	9.0%	EH	2.00E-04	I
CGG	83.6%	1.4%	EH	2.00E-04	I
RGP	83.0%	15.9%	EH	0.0012	I
CCP	79.5%	14.1%	EH	0.0079	I
ReCG	54.0%	1.0%	EH	0.0254	D
SITIO DE MUESTREO					
Grupo funcional	IndVal (EM1)	IndVal (EM2)	Group	p value	Categoría
RGG	86.2%	13.8%	EM1	0.0018	I
CCP	74.9%	11.7%	EM1	0.0286	I
CGG	70.4%	2.7%	EM1	0.0032	I
RCP	59.9%	0.8%	EM1	0.0025	D
ReCG	54.0%	1.0%	EM1	0.0236	D

6.5 Especies indicadoras

Con respecto a la estacionalidad, se puede apreciar que diez especies fueron consideradas como indicadoras, de las cuales *Canthidium kiesenwetteri* fue la especie que tuvo el valor de indicador máximo con 98.08%. Por otro lado, cinco especies fueron consideradas como detectoras para la época húmeda (*Scybalocanthos nr. aereus*, *Canthidium* sp5, *Uroxys* sp3, *Ontherus pubens* y *Canthidium onitoides*). Mientras que para la época seca, *Gromphas amazonica* fue la única especie considerada como detectora (Tabla 8). En caso de los sitios de

muestreo, para EM1 cuatro especies (*Canthon aequinoctialis*, *Scybalocanthon zischkai*, *Canthon quinquemaculatum*, *Dichotomius mamillatus*) indicadoras y una especie (*Canthidium onitoides*) se consideraron como detectoras. En caso de EM2, solamente hubo una especie indicadora (*Canthon mutabilis*) con un valor de 75.3%

Tabla 8. Valor de indicador (IndVal) por especie y su relación con la estacionalidad y espacialidad. P value= valor de significancia; EH= Época húmeda; ES= Época seca; I= Indicador; D= Detectora.

ÉPOCA					
Especie	IndVal (EH)	IndVal (ES)	Época	p value	Categoría
<i>Canthidium kiesenwetteri</i>	98.08%	0.36%	EH	1.00E-04	I
<i>Canthon aequinoctialis</i>	94.30%	3.92%	EH	2.00E-04	I
<i>Canthidium</i> sp4.	93.53%	0.01%	EH	1.00E-04	I
<i>Canthidium</i> sp3.	92.97%	0.16%	EH	1.00E-04	I
<i>Scybalocanthon zischkai</i>	90.18%	5.53%	EH	1.00E-04	I
<i>Deltochilum peruanum</i>	90.00%	8.75%	EH	1.00E-04	I
<i>Dichotomius mamillatus</i>	83.60%	1.39%	EH	2.00E-04	I
<i>Canthon quinquemaculatum</i>	83.45%	13.45%	EH	2.00E-04	I
<i>Onthophagus haematopus</i>	78.64%	13.35%	EH	0.0094	I
<i>Scybalocanthon imitans</i>	70.75%	6.46%	EH	0.0068	I
<i>Scybalocanthon nr. aereus</i>	68.75%	0.00%	EH	3.00E-04	D
<i>Canthidium</i> sp5	65.85%	0.79%	EH	9.00E-04	D
<i>Uroxys</i> sp3	65.76%	0.54%	EH	3.00E-04	D
<i>Ontherus pubens</i>	59.55%	7.73%	EH	0.0242	D
<i>Canthidium onitoides</i>	53.74%	0.56%	EH	0.0053	D
<i>Gromphas amazonica</i>	4.71%	68.73%	ES	0.0154	D
SITIO DE MUESTREO					
Especie	IndVal (EM1)	IndVal (EM2)	Group	p value	Categoría
<i>Canthon aequinoctialis</i>	80.7%	6.3%	EM1	0.0092	I
<i>Scybalocanthon zischkai</i>	78.3%	10.3%	EM1	0.003	I
<i>Canthon quinquemaculatum</i>	70.8%	21.4%	EM1	0.0198	I
<i>Dichotomius mamillatus</i>	70.4%	2.7%	EM1	0.0025	I
<i>Canthidium onitoides</i>	62.3%	0.0%	EM1	3.00E-04	D
<i>Canthon mutabilis</i>	0.9%	75.3%	EM2	1.00E-04	I

7. DISCUSIÓN

El presente estudio es el primero enfocado a escarabajos peloteros de un bosque de llanura meándrica en el nororiente de Perú. El trabajo está enmarcado dentro del Plan de Acción Nacional de Diversidad Biológica 2014 – 2018 que tiene como uno de sus objetivos “Mejorar el estado de la biodiversidad y mantener la integridad de los servicios ecosistémicos que brinda” (MINAM, 2014), ya que los escarabajos peloteros tienen funciones importantes en muchos ecosistemas, especialmente en los bosques tropicales (Hanski y Cambefort, 1991), están involucrados en las funciones ecológicas de control de parásitos, dispersión secundaria de semillas, reciclaje de nutrientes por ser principalmente consumidores de heces y removerlos rápidamente del bosque (Nichols *et al.*, 2008). Los resultados muestran que no hubo variación significativa en la riqueza de especies, pero es indiscutible que afectó la abundancia, composición de especies y los grupos funcionales, explicado por los factores de estacionalidad y las diferencias en la estructura del bosque (restinga baja y joven). Para la clasificación de restinga baja y joven se basó en los estudios realizados por Kvist y Nebel (2000), Nebel *et al.* (2000) y Nebel *et al.* (2001).

7.1 Composición de la comunidad de escarabajos peloteros en un bosque inundable

Algunas de las especies de Scarabaeinae encontradas en este trabajo ya han sido reportadas para la amazonia peruana (Figueroa y Alvarado, 2011; Grados *et al.*, 2010; Larsen, 2004; Figueroa *et al.*, 2014). Once taxa fueron identificados solo a nivel de género o morfoespecie debido a que todavía hay muchas especies aun no descritas para el Neotrópico, además de que algunos géneros son taxonómicamente complicados de identificar a nivel de especie, como por ejemplo, *Canthidium* y *Uroxys* (Figueroa com. pers).

Onthophagus haematopus Harold 1875 fue la especie dominante en los dos sitios de muestreo y en ambas épocas, lo que concuerda con la literatura donde la citan como una especie bien representada en los bosques amazónicos (Quintero y Haffter, 2009). Los *Onthophagus* americanos ocupan una gran variedad de bosques y usan una amplia variedad de recursos (Hanski y Cambefort, 1991). Por otro lado, *Gromphas amazonica* Bates 1870, fue registrado en mayor cantidad en la época seca, posiblemente tendría una estrecha especialización ecológica, ya que no fue colectado por Larsen en sus muestreos durante varios años de intensa colecta en Madre de Dios, pero está reportado en bosques de selva baja en Loreto, San Martín y Ucayali; además está presente en Brasil y Colombia (Figueroa *et al.*, 2012). También se registraron varias especies generalistas como *Canthon quinquemaculatus*, *Canthidium kiesenwetteri*, *Canthon aequinoctialis*, frecuentes hasta 950 m (Larsen, 2004), coincidiendo con Haffter y Matthews (1966), quienes señalan que son características de las comunidades de escarabajos peloteros en la región Neotropical.

Por otro lado, el número de especies de peloteros fue bajo comparado con los registros de Larsen (2004), posiblemente limitado por las inundaciones estacionales ocasionadas por el crecimiento del río.

7.2 Distribución estacional y espacial de los escarabajos peloteros

ESTACIONALIDAD

A pesar de los cambios estacionales marcados en el sitio de estudio atribuido a las inundaciones anuales, no hubo cambios significativos en la riqueza específica de escarabajos peloteros, explicada por la disponibilidad del recurso alimenticio de estos insectos (heces de los mamíferos) debido a que es un tipo de alimento que fluctúa relativamente poco en cantidad, a diferencia de los frutos, semillas y detritos de árboles, flores y néctar que sí varían notoriamente a lo largo del año (Janzen, 1993; Hanski, 1989).

En cuanto a la abundancia, se registró diferencias significativas. A pesar que Peck y Forsyth (1982) no observaron evidencias de estacionalidad entre la abundancia de los escarabajos peloteros en un bosque húmedo tropical, es decir, que el rango de clasificación de especies abundantes permaneció constante en la transición de las épocas seca y húmeda en Rio Palenque al Oeste de Ecuador, explicándose que la época seca en Rio Palenque es ligeramente mas seca que en la época húmeda, donde no existe un contraste en la variación climática, a diferencia de las regiones templadas, lo que permite mayor especificidad y nicho estrecho a los insectos, reproducción continua, y exclusiones adaptativas como una medida de coexistencia (Hanski y Kuuseala, 1983). Sin embargo, los resultados de este trabajo coinciden con los de Wolda (1978) quien señala que los insectos tropicales exhiben una gran variabilidad en su estacionalidad y año a año existen cambios en la abundancia, aunque existen diferencias entre especies, pero también dentro de especies dependientes de las condiciones locales. Wolda y Estribi (1985) registraron una fluctuación en la abundancia de las poblaciones de *Uroxys gorgon* en Fortuna, en los meses de época lluviosa. Del mismo modo, Stumpf (1986) encontró que la abundancia estacional cambia en muchas especies de escarabajos peloteros, y el número de *Ateuchus apicatus*, *A.mutilanis* y *Uroxys dilaticollis* esta correlacionado con las lluvias, el número mínimo se presenta en febrero, el mes más seco en el estudio; Howden y Young (1981) señalan que muchas especies son más abundantes en una fase particular de la época húmeda. Estos escarabajos son afectados por las lluvias (Hanski y Cambefort, 1991), con diferencias en abundancias y estructura de gremios entre las épocas seca y húmeda (Andresen, 2005). Horgan (2006) sugiere que existen diferencias en patrones de agregación entre las épocas húmeda y seca, es difícil explicar por qué ocurre esto debido a que los mecanismos que conducen a la agregación son aún desconocidos, posiblemente están relacionados a los cambios fisiológicos (incluyendo condiciones reproductivas) de los escarabajos peloteros entre los periodos de muestreo, la fluctuación de las densidades de parches naturales en los sitios o cambio en la estructura del hábitat. Cambefort (1991a) sugiere que los adultos emergen al empezar la época húmeda, e inmediatamente se concentran en acumular recursos para construir sus nidos, reproducción y posterior oviposición.

Los resultados de ANOSIM muestran diferencias significativas en la composición de especies para ambas épocas, evidenciando una marcada heterogeneidad estacional. La estacionalidad tuvo mayor influencia en la composición de estos escarabajos, coincidiendo con Anduaga *et al.* 1987, quienes refieren que existen varias especies de escarabajos emergen en los meses lluviosos, mientras que en la época seca, ocurren los eventos de nidificación y la alimentación de las larvas. Asimismo, se considera que los escarabajos peloteros tienen adaptaciones fenológicas para afrontar las inundaciones, que consisten en presentar picos de actividad antes y después de la inundación. Cambefort (1991c) observó dos picos de actividad en escarabajos peloteros del Mediterráneo frente a las sequías de verano, el primer pico corresponde a los periodos de ovoposición antes de la sequía, mientras que el segundo pico cuando estos insectos emergen después de la sequía.

En base al análisis nMDS que contribuyó a la visualización de la distribución de especies en las diferentes épocas, se pudo observar una mayor dispersión en la época seca formándose dos grupos en cada sitio de muestreo (EM1 y EM2), a diferencia de la época húmeda, donde claramente están definidos los dos sitios de muestreo. Esto hace suponer que en la época húmeda los grupos tienen mayor limitación a la movilización, lo que concuerda con lo observado en campo, debido a que en esta época muchas extensiones de este bosque se inundaron como consecuencia del desborde del río Ucayali, de esta manera limitó el desplazamiento y posiblemente trajo como consecuencia un aislamiento momentáneo de las poblaciones de escarabajos peloteros (Sulca y Huamantínco, 2016); el suelo es un factor clave para entender a estos insectos, es vital para su ciclo de vida, debido a que es donde localiza su alimento y se desarrollan todos los estadios inmaduros de cada especie, además es donde varios nidos son construidos (Halffter, 1991). Las poblaciones de mamíferos terrestres tienen comportamientos similares al de los escarabajos peloteros durante las inundaciones, ya que se restringen a los espacios pequeños o tienden a moverse fuera de los hábitats inundables (Aquino *et al.* 2001).

CAMBIOS ESPACIALES

A pesar de diferencias estructurales del bosque generado por la sucesión ribereña y de cobertura vegetal (mientras las características vegetales de EM1 es de restinga baja, EM2 lo es de restinga joven), éstas no fueron limitantes para el desplazamiento de escarabajos peloteros y la búsqueda constante de heces de mamífero motivó su desplazamiento en el bosque. Posiblemente las diferencias de cobertura vegetal no causaron importantes cambios de microclimas para ocasionar efectos negativos en la riqueza específica de estos escarabajos, ya que muchas especies de estos insectos fueron registrados en ambos lugares. Se presume que las diferencias tendrían que ser más contrastantes para tener efectos negativos en la riqueza específica de los escarabajos peloteros. Coincidiendo con Halffter y Mathews (1966), Quintero y Roslin (2005) y Halffter *et al.* (1992), quienes señalan que la ausencia de cobertura vegetal es una barrera para el desplazamiento de estos escarabajos.

En cuanto a la abundancia solo en la época húmeda, hubo diferencias marcadas entre EM1 (restinga baja) y EM2 (restinga joven), explicada por las inundaciones en el bosque, siendo EM2 el punto más afectado lo que generó el desplazamiento de los escarabajos peloteros a lugares de mayor altitud como EM1, ocasionando diferencias contrastantes entre ambos sitios. Coincidiendo con Adis y Junk (2002), quienes refieren que una de las estrategias de los invertebrados terrestres en los bosques inundables del río Rio Solimões y Rio Negro (Brasil), como los carábidos *Polyderis nympha* Erwin 1984, es migrar temporalmente a bosques más altos. Existen otros factores que pudieron contribuir a las diferencias de abundancia entre EM1 y EM2, como por ejemplo una baja supervivencia de larvas en EM2 causada por las inundaciones, mayor incidencia de la radiación solar (Lobo *et al.* 1998, Sowig, 1995) o la atracción de heces (Peck y Forsyth, 1982; Horgan, 2005), ya que por tener menor cobertura vegetal, EM2 presenta temperaturas más altas y por tanto las heces de mamíferos se secan rápidamente y ya no son accesibles a muchos escarabajos peloteros. Es importante evaluar la abundancia y biomasa de estos insectos en respuesta a los cambios de paisajes (Gardner *et al.*, 2008).

Según los resultados de ANOSIM, la composición de especies en los dos sitios de muestreo registró diferencias significativas explicadas por las diferencias de altitudes que presentan, reflejado en sus características vegetales, ya que los lugares de menor altitud como EM2 tienden a inundarse rápidamente ocasionando la destrucción de los nidos y una alta mortandad de las larvas de los escarabajos peloteros en la época húmeda, a diferencia de lugares de mayor altitud como EM1. Asimismo, las diferencias causadas por la inundación del bosque provocaron diferencias en microclimas y humedad, las cuales afectan a la composición de especies de escarabajos peloteros (Spector y Ayzama, 2003). Estos cambios en la composición de especies son importantes de señalar, ya que diversos autores proponen a los escarabajos peloteros como un grupo clave para ayudar a una mejor comprensión de los cambios en los ecosistemas (Halffter *et al.*, 1992; Davis *et al.*, 2000, 2001; Halffter y Arellano, 2002).

TIPO DE DIETA

Si bien el tipo de cebo no pareció tener efecto en la composición, sí hubo diferencias en las abundancias para varias especies entre tipos de cebos (mayor abundancia en las coprotrampas) e incluso, se logró establecer las preferencias de un reducido número de especies. Asimismo, se observa que las coprotrampas son más eficientes en la captura de escarabajos peloteros, concordando con Larsen *et al.* (2006) quien refiere que las heces humanas son atrayentes más eficientes para los escarabajos peloteros y atraen a casi todas las especies de estos insectos; se atribuye al hecho de que las heces de omnívoros tienen un alto contenido de nitrógeno (Holter y Scholtz, 2007). Las heces de herbívoros se componen principalmente de celulosa, mientras que las de carnívoros tienen gran cantidad de nitrógeno, las heces de los omnívoros presentan una combinación de las características de herbívoro y carnívoro, que parece ser más atractivo para los escarabajos peloteros (Fincher *et al.* 1970). Cabe mencionar que en la época húmeda se registró mayor abundancia de escarabajos peloteros atraídos por las coprotrampas en EM1, explicada con el desplazamiento que provocó las

inundaciones en muchos sitios del bosque, y a la eficiencia de los escarabajos de tamaño pequeño quienes pudieron encontrar más rápido sus alimentos en comparación con las especies grandes.

GRUPOS FUNCIONALES En el caso de los grupos funcionales, las diferencias de abundancia entre ellos fueron notorias, destacando la abundancia de las especies cavadoras coprófagas y pequeñas (CCP) en ambas épocas.

Cinco grupos funcionales se relacionaron con la época húmeda, las especies de escarabajos peloteros cavadoras, generalistas y pequeñas (CGP) como *Canthidium kiesenwetteri* o las especies rodadoras generalistas y grandes (RGG) como *Canthon aequinoctialis*, son ejemplos con valores de indicador máximo y significativo. Estas diferencias responden a la eficiencia de estos grupos funcionales al momento de obtener sus alimentos. Las especies cavadoras dominaron sobre las residentes y rodadoras, coincidiendo con Scholtz (2009) y Halffter *et al.* (1992) quien señala que estas especies usualmente dominan las comunidades de escarabajos peloteros en riqueza y abundancia en los bosques tropicales. Según Larsen *et al.* (2006) la preferencia de los escarabajos peloteros por heces es evidente, aunque las especies generalistas son habituales en los bosques neotropicales (Halffter *et al.*, 1992). Finalmente, se registró mayor número de especies de tamaño pequeño (25 especies), y se relacionaría con la presencia de mamíferos pequeños, coincidiendo con Hanski (1989) y Halffter y Arellano (2002) quienes señalan que el tamaño de los escarabajos refleja la disposición de recursos, es así que las especies de mayor tamaño necesitan más recursos, es decir, las heces de mamíferos grandes. Howden y Nealis (1975) sugieren que los escarabajos peloteros de tamaño pequeño tienen mayor probabilidad de sobrevivir en bosques inundables. Se considera que la adaptación que presentan las especies pequeñas es “perchar” sobre las hojas, de esta manera pueden encontrar más rápido sus alimentos, además de permanecer a buen recaudo ante la inundación del bosque; este resultado coincide con los de Peck y Forsyth (1982), quienes observaron similar comportamiento en Ecuador.

Por el contrario, no se registró algún grupo funcional que tenga preferencias con la época seca, se cree que no existe mucha actividad de los adultos, porque la

mayoría de especies se encuentran en fase larval, por ser un periodo de mayor estabilidad. Anduaga *et al.* (1987) observó similar comportamiento en *Copris megasoma* Matthews y Halffter. Además, es importante señalar que las especies cavadoras y rodadoras dependen de una adecuada temperatura y la humedad del suelo para criar a sus larvas exitosamente (Davis *et al.*, 2000).

Tomando en cuenta los grupos funcionales, si se observan diferencias notorias entre EM1 y EM2. El grupo funcional indicadora de mayor valor en EM1 fue la correspondiente a las especies rodadoras, generalistas y de tamaño grande (RGG), seguidas por las especies cavadoras coprófagas y pequeñas (CCP) y cavadoras, generalistas y grandes (CGG). En caso de las especies rodadoras, aunque son menos eficientes para remover sus alimentos (Estrada y Coates-Estrada, 1991), puede evitar la competencia debido a que se los llevan fuera del foco de competencia (Scholtz, 2009). Por otro lado, las especies generalistas son muy representativas en los bosques del Neotrópico (Halffter *et al.*, 1992). Las especies rodadoras por lo general son de tamaño grande, debido a que una especie pequeña tendría serias restricciones al momento de manipular y rodar sus alimentos (Scholtz, 2009). En el caso de EM2, no hubo grupos funcionales significativamente relevantes posiblemente a que la comunidad de escarabajos peloteros se encuentra en inestabilidad por los cambios fisiológicos del suelo como consecuencia de las inundaciones del bosque.

ESPECIES INDICADORAS

Un importante complemento para este estudio fue el análisis IndVal, el cual permitió identificar las especies que más influyeron en la diferenciación estacional de acuerdo a su porcentaje de contribución. Al considerar tanto los datos de especificidad como fidelidad nos permite reconocer las especies indicadoras, impidiendo que los datos de abundancia opaquen las características de la especie. Las especies características de la época húmeda fueron: *Canthidium kiesenwetteri*, *Canthon aequinoctialis*, *Canthidium sp4.*, *Canthidium sp3.*, *Scybalocanthon zischkai*, *Deltochilum peruanum*, *Dichotomius mamillatus*, *Canthon quinquemaculatum*,

Onthophagus haematopus y *Scybalocanthon imitans*. Mientras que *Gromphas amazonica* fue la especie característica de la época seca. Estos resultados sugieren una estrecha relación con la aparición de los escarabajos peloteros adultos y la estacionalidad, coincidiendo con Hanski y Cambefort (1991) quienes señalan que muchas especies de escarabajos peloteros responden a la variación de lluvias, exhibiendo sincronización o máxima actividad en época húmeda. De igual manera, Andresen (2008) señala que en lugares con mucha precipitación, los escarabajos peloteros tienen más probabilidad de fluctuaciones de abundancia pronunciadas, y diversas especies alcanzan su máxima abundancia en diferentes periodos. Posiblemente se debe a la sincronía que tienen muchas especies para emerger a inicio de las inundaciones de estos tipos de bosques (Persson Vinnersten *et al.*, 2004).

Con respecto a las especies indicadoras de los escarabajos peloteros entre los sitios de muestreo, las especies que representan a EM1 fueron *Canthon aequinoctialis* y *Scybalocanthon zischkai*. Por otro lado, *Canthon mutabilis* fue la única especie indicadora para EM2, por lo que no hubo muchas especies con alta fidelidad para ambos sitios, atribuidos al desplazamiento constante de escarabajos peloteros para obtener sus alimentos.

Este estudio ayudará a un mejor entendimiento sobre los escarabajos peloteros en los bosques inundables, grupo propuesto para inventarios de biodiversidad y monitoreo. En muchos casos gran proporción de especies pueden ser capturadas en pocos días de muestreo (Spector y Forsyth, 1998). Muchos autores hacen hincapié en el uso potencial de los escarabajos peloteros como bioindicadores de las densidades de población de mamíferos (como muchas especies dependen directamente de las heces de mamífero para alimentarse y para anidar, mientras que otros se alimentan de carroña), como también, para monitorear los cambios ambientales (Estrada *et al.* 1999). Los estudios ecológicos están limitados al sudeste de Perú, por lo que este estudio contribuye con aspectos ecológicos en bosques de llanura aluvial al nororiente de la amazonia peruana. Las inundaciones de los bosques de

llanura aluvial causan considerable estrés a las plantas y animales, lo que genera adaptaciones para su supervivencia durante los largos periodos de total o parcial sumersión (Adis, 1988). Los artrópodos que habitan estos tipos de bosques, en particular, han desarrollado varias soluciones evolutivas a los periodos de pérdida de sus hábitats terrestres, como (1) permanecer cerca del límite del agua y moverse cuando advierten el ascenso del agua, (2) moverse al sotobosque no inundado o al dosel, (3) volar a biotopos secos adyacentes, y (4) desarrollar adaptaciones para resistir las inundaciones (Adis, 1988). La inundación unimodal y predecible de los grandes ríos amazónicos favorece el desarrollo de características morfológicas (órganos respiratorios, dimorfismo de alas), fenológicas (sincronización de ciclos vitales), fisiológicas (habilidades en la inundación, alternancias en las etapas de desarrollo), y adaptaciones de comportamiento (migración) con numerosas interacciones (Adis y Junk, 2002). Aunque aún no están claras las estrategias, se cree que algunos escarabajos de tamaño pequeño, como *Onthophagus haematopus* son abundantes en los bosques inundables por su capacidad para desplazarse a lugares no inundados y poder localizar sus alimentos más rápido que los escarabajos de tamaño grande, además se considera que muchas especies de estos insectos están sincronizados para emerger antes de las inundaciones; mediante observaciones en campo se observó que algunas especies “perchan” sobre las hojas a aproximadamente 1.2 metros del suelo, y fueron las primeras especies en llegar a las trampas cebadas (coprotrampas y necrotrampas).

Se destaca en este trabajo la importancia de la estacionalidad en los cambios de composición de especies de los escarabajos peloteros. Asimismo, se considera que los bosques inundables presentan baja riqueza de especies, comparado con otros tipos de bosque, debido a la inestabilidad que presenta por las inundaciones periódicas. Finalmente, es importante señalar los comportamientos de algunas especies de escarabajos peloteros en los momentos de inundación del bosque, como el desplazamiento hacia lugares de mayor altitud y el ‘perchar’ para obtener rápidamente los alimentos.

8. CONCLUSIONES

- ✚ La composición y estructura de la comunidad de escarabajos peloteros de un bosque de llanura meándrica cambia debido a fluctuaciones estacionales.
- ✚ En el bosque de llanura meándrica de Sarayacu (Loreto) hay por lo menos 39 especies de escarabajos peloteros, agrupadas en seis tribus.
- ✚ La riqueza específica no mostró una diferencia significativa en relación a la interacción de estacionalidad, sitio de estudio y tipo de cebo.
- ✚ La abundancia de especies mostró diferencias en relación a interacción de estacionalidad, sitio de estudio y tipo de cebo.
- ✚ Existieron diferencias estacionales y espaciales en la composición de la comunidad de escarabajos peloteros.
- ✚ En la época húmeda destacaron cinco grupos funcionales, entre ellos las especies cavadoras coprófagas y pequeñas (CCP), así como las especies rodadoras generalistas y grandes (RGG); mientras que en la época seca no hubo grupos indicadores.
- ✚ En hábitats de restinga baja (EM1), destacaron las especies rodadoras, generalistas y de tamaño grande (RGG), cavadoras, coprófagas y pequeñas (CCP); y cavadoras, generalistas y grandes (CGG) y cuatro grupos considerados detectores, mientras que en hábitats de restinga joven (EM2) no hubo grupos funcionales indicadores ni detectores.
- ✚ Las especies indicadoras de la época húmeda son *Canthidium kiesenwetteri*, *Canthon aequinoctialis*, *Canthidium* sp 4., *Canthidium* sp 3., *Scybalocanthon zischkai*, *Deltochilum peruanum*, *Dichotomius mamillatus*, *Canthon quinquemaculatum*, *Onthophagus haematopus*, *Scybalocanthon imitans*. La única especie indicadora para la época seca es *Gromphas amazónica*.

- ✚ Las especies indicadoras de restinga baja (EM1) fueron *Canthon aequinoctialis*, *Scybalocanthon zischkai*; mientras que en restinga joven (EM2) fue *Canthon mutabilis*.
- ✚ Los escarabajos de tamaño pequeño fueron abundantes en el bosque, y, se considera que son característicos de bosques inundables.

9. RECOMENDACIONES

- ✚ Es conveniente considerar datos de biomasa, textura y profundidad del suelo y drenaje para futuros estudios ecológicos.
- ✚ Se recomienda intensificar los estudios de escarabajos peloteros comparando los diferentes tipos de vegetación de la Amazonía peruana.
- ✚ Es recomendable estudiar el ciclo de vida anual de las especies indicadoras señaladas, para poder realizar una gestión sostenible en los bosques de llanura meándrica.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adis, J. 1988. Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in central Amazonian inundation forests. *Amazonia*, 7: 87-173.

Adis, J. y W. Junk. 2002. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology*, 4:711-731.

Aquino, R.; Bodmer, R. y J. Gil. 2001. Mamíferos de la Cuenca del río Samira: Ecología Poblacional y sustentabilidad de la caza. Programa Integral de Desarrollo y Conservación Pacaya Samiria. 140 pp.

Andresen, E. 2005. Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica*, 37: 291-300.

Andresen, E. 2008. Short-term temporal variability in the abundance of tropical dung beetles. *Insect Conservation and Diversity*, 1: 120-124.

Anduaga S.; Halffter G. y C. Huerta. 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 5 (1): 45-65.

Barthem, R.; Guerra, H. y M. Valderrama. 1995. Diagnóstico de los recursos hidrobiológicos de la Amazonia. 2da. Edición. Tratado de Cooperación Amazonica – TCA. Lima. 162pp.

Berg, M, I. Lepsh y E. Sakai. 1987. Solos de planicies aluviales de vale do rio ribeira de Iguape, Sp. II relacoes entre as características físicas e químicas. *The Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 11: 315-321

BIODAMAZ. 2004. Diversidad de Vegetación de la Amazonia Peruana expresada en un mosaico de imágenes de satélite- BIODAMAZ. Documento técnico N° 12.

Cambefort, Y. 1991a. From saprophagy to coprophagy. 22-35pp. En: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds). Dung beetles ecology. Princeton University Press. Princeton. New Jersey. 481p.

Cambefort, Y. 1991b. Biogeography and evolution. 51-68pp. En: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds). Dung beetles ecology. Princeton University Press. Princeton. New Jersey. 481p.

Cambefort, Y. 1991c. South Temperate Dung Beetles. 97-110pp. En: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds). Dung beetles ecology. Princeton University Press. Princeton. New Jersey. 481p.

Clarke, K.R. y R.N. Warwick RM. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth, 172pp

Clarke, K.R. y R.N. Gorley. 2006. PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research) 5.2.2: User Manual/Tutorial.

Davis, A.J.; Huijbregts, H. y J. Krikken. 2000. The role of local and regional processes in shaping dung beetle communities in tropical forest plantations in Borneo. *Global Ecology and Biogeography*, 9: 281–292.

Davis, A. J.; Holloway, J.D.; Huijbregts, H.; Krikken, J.; Kirk-Spriggs, A.H. y S.L Sutton. 2001. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*, 38:593–616.

Dufrêne, M. y Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3):345-366.

Edmonds, W.D. y L. Figueroa. 2013. A Remarkable new *Anomiopus* Westwood from Peru (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Insecta Mundi* 0313: 1–4.

Encarnación, F. 1993. El bosque y las formaciones vegetales en la llanura amazónica del Perú. *Alma Mater*, 6: 95 – 114.

Erichson, W.F. 1847. *Naturgeschichte des InsectenDeutschland*. I. Coleóptera, Scarabaeides. Nicolaische Buchhandlung, Berlin, Germany. 1(3) parts 4–5: 481–800.

Escobar, F. y P. Chacón de Ulloa. 2000. Distribución espacial y temporal en un Gradiente de Sucesión de la fauna de Coleopteros Coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño – Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 48(4): 961- 975.

Escobar, F.; Halffter G.; Solís, A.; Halffter, V. y D. Navarrete. 2008. Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1584 – 1592.

Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkey (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: Ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Journal of Tropical Ecology*, 7 (3): 459-474.

Estrada A.; Anzures A.D. y Coates-Estrada R. 1999. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*) and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48: 253–262.

Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Journal Tropical Ecology*, 7(3): 459-474.

Favila, M.E. y G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoologica Mexicana*, (72): 1-25.

Feer, F. 2008. Responses of dung beetle assemblages to characteristics of rain forest edges. *Ecotropica* 14: 49-62.

Filgueiras, B.K.C.; Liberal, C.N.; Aguiar, C.D.M.; Hernández, M.I.M. y L. Lannuzzi. 2009. Attractivity of omnivore, carnivore and herbivore mammalian dung to Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) in a tropical Atlantic rainforest remnant. *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 422–427

Figuerola, L. y M. Alvarado. 2011. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de la Reserva Nacional Tambopata, Madre de Dios, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 18(2): 209 – 212.

Figuerola, L.; Edmonds, W.D y F. Meza. 2012. The genus *Gromphas* Brullé, 1837 in Peru (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Insecta Mundi*, 0248: 1-8.

Figuerola, L.; Edmonds, W.D y N. Martínez. 2014. La tribu Phanaeini (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) en Perú. *Revista Peruana de Biología*, 21(2): 125-138.

Figuerola, L. y W.D Edmonds. 2015. A new *Anomiopus* Westwood from Peru (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Insecta Mundi*, 0402, 1–7.

Fincher, G.T.; Stewart, B. y R. Davis. 1970. Attraction of coprophagous beetles to feces of various animals. *The Journal of Parasitology*. 56 (2): 378-383.

Gardner, T. A.; Malva, I.M.; Hernandez, J.B.; y C.A. Peres. 2008. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 45:883-893.

Gill B.D. 1991. Dung beetles in tropical American forest. 211-229 pp. En: Hanski, I & Y. Cambeport (eds) Dung beetles ecology. Princeton University Press. Princeton. New Jersey. 481 pp.

Grados, J.; Figueroa, L. y M. Alvarado. 2010. Insectos: Scarabaeinae (Coleoptera) y Arctiidae (Lepidoptera). 103-120 pp. En: Figueroa, J. & M. Stucchi (Eds). Biodiversidad de los Alrededores de Puerto Maldonado, Línea Base Ambiental del EIA del Lote 111, Madre de Dios. IPyD Ingenieros y AICB. Lima, Perú. 224 pp.

Halffter, G. y E.G. Matthews .1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Folia Entomológica Mexicana, 12/14: 1–312.

Halffter, G y W. D. Edmonds. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, México D.F.

Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Folia Entomologica Mexicana, 82: 195–238.

Halffter, G., Favila, M.E. y V. Halffter. 1992. A comparative study on the structure of scarab guilds in tropical rainforests and derived ecosystems. Folia Entomológica Mexicana, 84: 131–156.

Halffter, G. y M.E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera), an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. Biology International, (27): 15-21.

Halffter, G. y L. Arellano. 2002. Response of Dung Beetle Diversity to Human-Induced Changes in a Tropical Landscape. Biotropical, 34(1): 144-154.

Halffter, G.; Moreno C. y E. Pineda. 2001. Manual para la evaluación de la biodiversidad. En: Reservas de la Biosfera. Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa. Volumen 2. Zaragoza, España. 80 pp.

Hanski, I. y S. Kuusela .1983. Dung beetle communities in the Åland archipelago. *Acta Entomologica Fennica*, 42:36–42.

Hanski, I. 1989. Dung beetles. 489-511 pp. En: H. Lieth y M. J. Werger (Eds.). *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam, Holanda, 600 pp.

Hanski, I. y Camberfort. 1991. Synthesis: Part 3. 283-350. En: Ikka y Yves Cambefort (eds). *Dung beetles - Ecology*. Princeton University Press, Oxford, Inglaterra, 480 pp.

Holter, P. y C. Scholtz.2007. What do dung beetles eat?. *Ecological Entomology*,32: 690-697.

Horgan, F. 2005. Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern slope of the Peruvian Andes. *Forest Ecology and Management*, 216: 117-133.

Horgan, F. 2006. Aggregation and coexistence of dung beetles in montane rain forest and deforested sites in central Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 22: 359-370.

Howden, H. F. y V. G. Nealis. 1975. Effects of clearing in a Tropical Rain Forest on the composition of the Coprophanaeus Scarab Beetle Fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7 (2): 77-83.

Howden, H.F y O.P. Young. 1981. Paramanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habitats (Coleoptera: Scarabaeidae). *Contribution American Entomology Institute*, 18:204pp.

IIAP. 2004. Informes finales del Proyecto "Conservación de la biodiversidad y manejo comunal de los recursos naturales en la cuenca del río Nanay, Loreto, Perú". Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Informe técnico, Iquitos.

Janzen, D. H. 1993. Caterpillar seasonality in a Costa Rican dry forest. In: Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging, N. E. Stamp and T. M. Casey, eds., Chapman and Hall, New York: 448-477.

Junk, W.; Bayley, P. y R. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106:110–127.

Kvist, L.P y G. Nebel. 2000. Bosques de la llanura aluvial del Perú: Ecosistemas, habitantes y uso de recursos. *Folia Amazonica*, 10(2): 5-55.

Lamotte, S. 1990. Fluvial dynamics and succession in the Lower Ucayali River basin, Peruvian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 33: 141-156.

Larsen, T.H. 2004. Dung Beetles/Escarabajos Scarabaeinae. En: C. Vriesendorp, L. Rivera Chavez, D. Moskovits and J. Shopland (eds.) Peru: Megantoni. Rapid Biological Inventories Report 15: 77-84, 185-192. Chicago, Illinois: The Field Museum.

Larsen, T.H. y A. Forsyth. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. 37(2): 322-325.

Larsen, T.H., A. Lopera y A. Forsyth. 2006. Extreme trophic and habitat specialization by Peruvian dung beetles. *Coleopterist's Bulletin*, 60(4): 315-324.

Larsen, T.H. y F. Genier. 2008a. Dung beetles of Los Amigos, Madre de Dios, Peru. The Field Museum. Chicago IL. 19 pp.

Larsen, T.H. y F. Genier. 2008b. Dung beetles of Cocha Cashu, Madre de Dios, Peru. The Field Museum. Chicago IL. 11 pp.

Lobo, J.M., Lumaret, J.P. y Jay-Robert, P. 1998. Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiología*, 42: 252–266.

López, J.P. y D. Freitas. 1990. Geographical aspects of forested wetlands in the Lower Ucayali, Peruvian Amazonía. *Forest Ecology and Management*, 33: 157-168.

Margules, C.R. y R.L. Pressey 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.

Marsh CJ, Louzada J, Beiroz W, Ewers RM. 2013. optimising bait for pitfall trapping of amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PLoS ONE* 8(8): e73147.

McGeoch, M.A. 1998. Scalling up the value of bioindicators. *Trends in Ecology and Evolution*, 2:46-47.

McGeoch, M.A.; Van Rensburg, B.J. y A. Botes. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 39: 661-672.

Medina, C. y A. Lopera. 2001. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos “coprófagos” (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*, 22(2): 299-315.

Miller, A. 1954. Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and of insects in relation to human feces in a hookworm area of South Georgia. *American Journal Tropical Medical*, 3(2): 372-388.

MINAN.2014. La estrategia nacional de diversidad biológica al 2021 y su plan de acción 2014-2018. Lima, Perú.

MINAM.2015. Mapa Nacional de Cobertura Vegetal: Memoria descriptiva / Ministerio del Ambiente, Dirección General de Evaluación, Valoración y Financiamiento del Patrimonio Natural. Lima, Perú.

Moritz, C.; Richardson, K.S.; Ferrier S.; Monteith G.B.; Stanisic, J.; Williams, S.E. y T. Whiffin. 2001. Biogeographic concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 268: 1875-1881.

Navarrete, D. y G. Halffter. 2008. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation*, 17: 2869-2898.

Nebel, G.; Kvist, L.P.; Vanclay, J.K.; Christensen, H.; Freitas, L y J. Ruiz. 2000. Estructura y composición florística del bosque de la llanura aluvial en la Amazonía peruana: I. El bosque alto. *Folia Amazonica*, 10 (1-2): 91-149.

Nebel, G.; Dragsted, J. y J.K, Vanclay. 2001. Structure and floristic composition of flood plain forests in the Peruvian Amazon, II. The understorey of resting forests. *Forest Ecology and Management*, 150 (1-2): 59-77.

Nichols, E.; Larsen, T.; Spector, S.; Davis, A.L.; Escobar, F.; Favila, M.; Vulinec, K. y The Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137: 1–19.

Nichols, E.; Spector S.; Louzada, J.; Larsen T.; Amezquita, S. y M. Favila. The Scarabaeinae Research Network. 2008. Ecological functions and

ecosystem services provided by Scarabaeinae Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141(6): 1461-1474.

ONERN. 1976. Oficina Nacional de Evaluación - Mapa Ecológico del Perú- Guía Explicativa.

Peck, S.B. y A. Forsyth. 1982. Composition, structure, and competitive behavior in a guild of Ecuadorian rain-forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology–Revue Canadienne de Zoologie*, 60: 1624–1634.

Persson Vinnersten, V.; Östman, Ö.; Schäfer, M.L. y J.O. Lundström. 2014. Insect emergence in relation to floods in wet meadows and swamps in the River Dalälven floodplain. *Bulletin of Entomological Research*: 104, 453–461.

Quintero, I. y T. Roslin. 2005. Rapid recovery of dung beetles communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology*, 86(12): 3303-3311.

Quintero, I. y G. Halffter. 2009. Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. *Acta Zoológica Mexicana* (ns), 25: 625-649.

Roberts, D. W. 2010. *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package versión 1.4-1.

Rodríguez, F. 1990. Los suelos de áreas inundables de la Amazonia Peruana: Potencial, Limitaciones y Estrategia para su investigación. *Folia Amazónica IIAP*. 2: 7-25.

Salo, J; Kalliola, R.; Häkkinen, I.; Mäkinen, Y. et al. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Letters on Nature*, 322: 254-258.

SENAMHI, 2013. Datos meteorológicos de la Estación Contamana. 2013, Perú.

Silva, P.G. 2011. Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of Two Non- Native Habitats in Bagé, Rio Grande do Sul, Brazil. *Zoological Studies* 50(5): 546-559

Steinfeld, H.; P. Gerber, T.; Wassenaar, V.; Castel, M. Rosales y C. de Haan. 2006. *Livestock's long shadow: environmental issues and options*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

StatSoft Inc. 2007. *STATISTICA* (data analysis software system), version 8.1. StatSoft, Inc., Tulsa,OK, US.

Scheffler, P. Y. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal Tropical of Ecology*, 21:9–19.

Scholtz, C.2009. Nesting and Breeding Patterns, 71-84 pp. En: Scholtz, C., Davis, A. y U. Kryger (eds). *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles*. Pensoft Publishers, Moscú, Rusia.

Stumpf, I. 1986. Study of the scarab fauna in Mandirituba, Paraná, Brazil. *Acta Biologica de Parana, Curitiba*, 15: 125-153.

Sowig, P. 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecograpahy*, 18, 147–154.

Spector, S. y A.B. Forsyth. 1998. Indicator taxa for biodiversity assessment in the vanishing tropics [pp. 181–209]. in: Conservation in a Changing World. G. M. Mace, A. Balmford, and J. R. Ginsberg (eds.). Cambridge University Press, Cambridge,UK.

Spector, S. 2006. Scarabaeinae Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research in conservation. The Coleopterists Bulletin, 60 (5): 71-83.

Spector, S y S.Ayzama. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian neotropical forest-savanna ecotone. Biotropica, 35(3): 394-404.

Sulca, L. y A. Huamantínco. 2016. Variación Estacional de la Comunidad de Escarabajos Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de un bosque inundable amazónico de Perú. Revista de Ecología Aplicada 15(1):47-55.

Vaz-de-Mello, F.Z.; Edmonds, .W.D.; Ocampo, F. y P. Schoolmeesters. 2011. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World. Zootaxa, 2854: 1-73.

Villareal, H.; Álvarez, M.; Córdoba, S.; Escobar, F.; Fagua, G.; Gast, F.; Mendoza, M.; Ospina, H. y A. M. Umaña. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt. Bogotá. 230pp.

Vulínek, K. 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. Biotropica, 34: 297–309.

Yokoyama, K.; Kai, H.; Koga, T. y T. Aibe .1991. Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlying soil affected by paracoprod dung beetles. Soil Biology and Biochemistry, 23: 649-653.

WalshPeru. 2010. Estudio de Impacto Ambiental de Prospección Sísmica 2D y Perforación exploratoria Lote 134 y 158. RD-298-2010-MEM-AAE.

Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, 47: 369–381.

Wolda, H. y M. Estribi. 1985. Seasonal distribution of the large sloth beetle *Uroxys gorgon* Arrow (Scarabaeidae, Scarabaeinae) in lighttraps in Panama, [pp.319-322]. En: Montgomery, G. G. (ed.). *The evolution and ecology of armadillos, sloth and vermilenguas* (Mammalian, Xenarthra-Edentata. Smithsonian Institute Press, Washington.

ANEXO 1

Galería fotográfica



Figura 6. Vista satelital del área de estudio. En línea roja, puntos de muestreo.

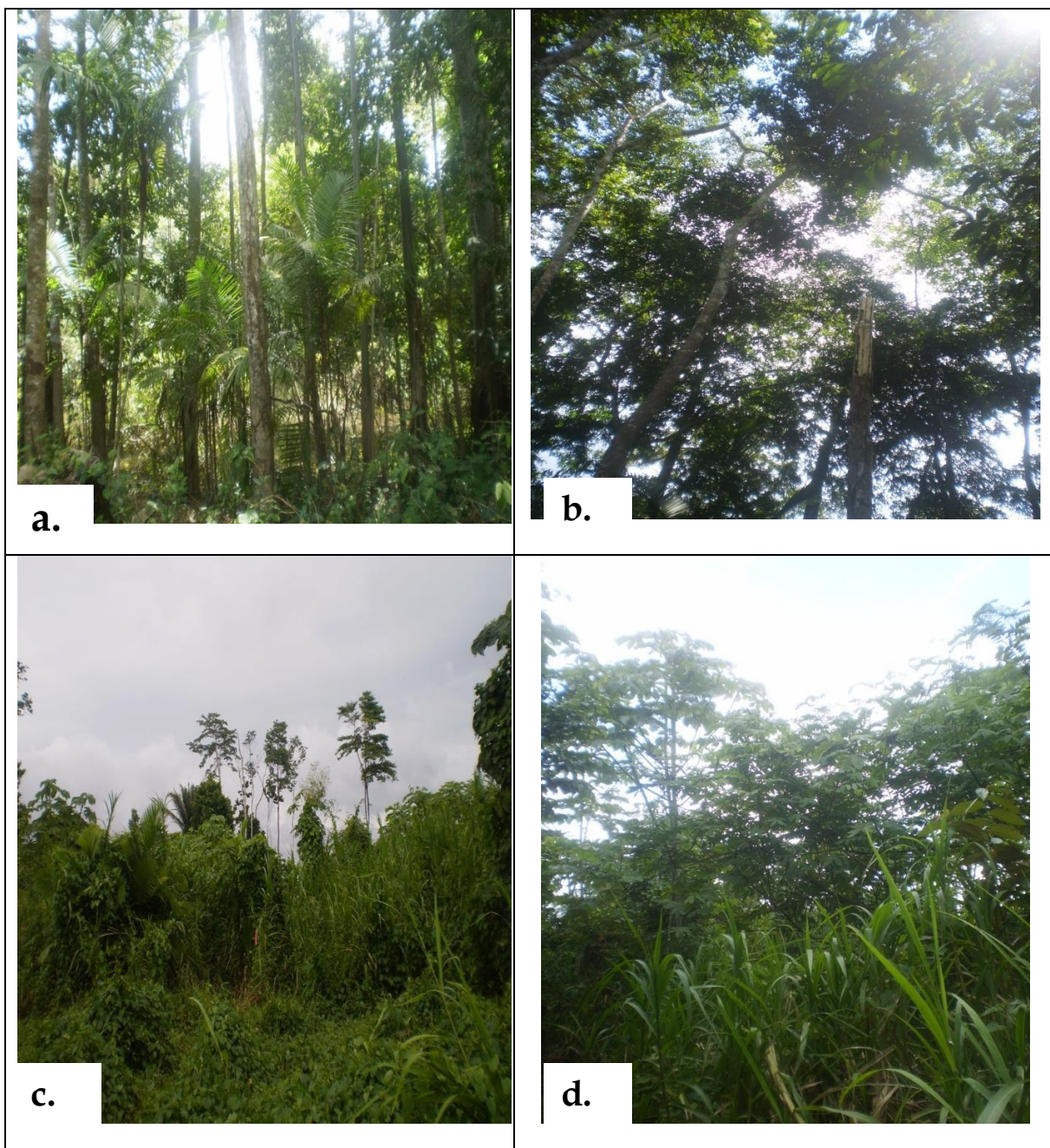


Figura 7. Imágenes del área de estudio. (a, b): Sitio de estudio denominado EM1, (c,d): Sitio de estudio denominado EM2. Ucayali, Loreto, 2013.

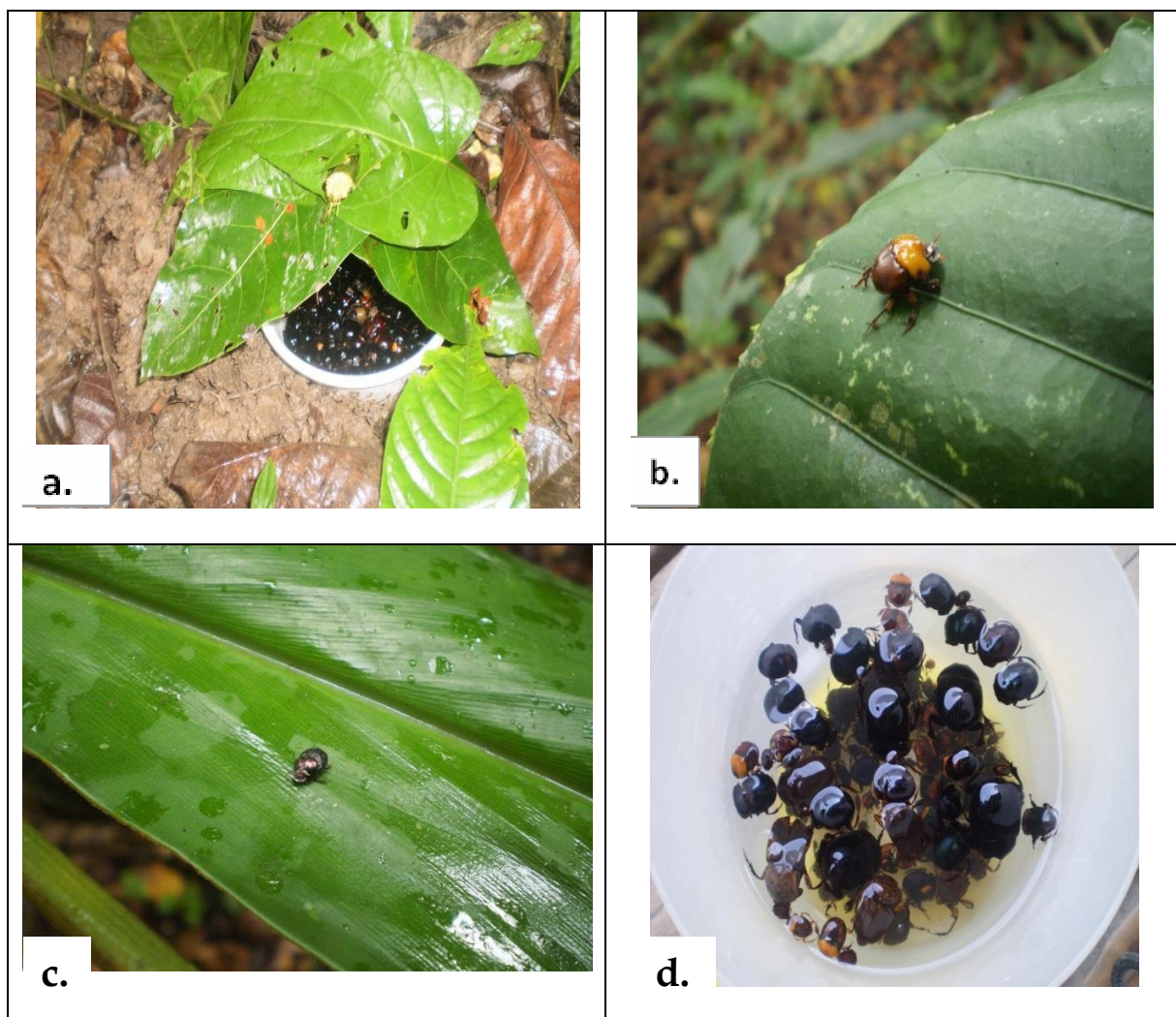


Figura 8. Metodología de estudio. (a): Trampa con cebo, (b): *Canthon oinitoides* perchando, (c) *Onthophagus haematopus* perchando, (d): escarabajos peloteros capturados en trampa con cebo en Ucayali, Loreto, 2013.

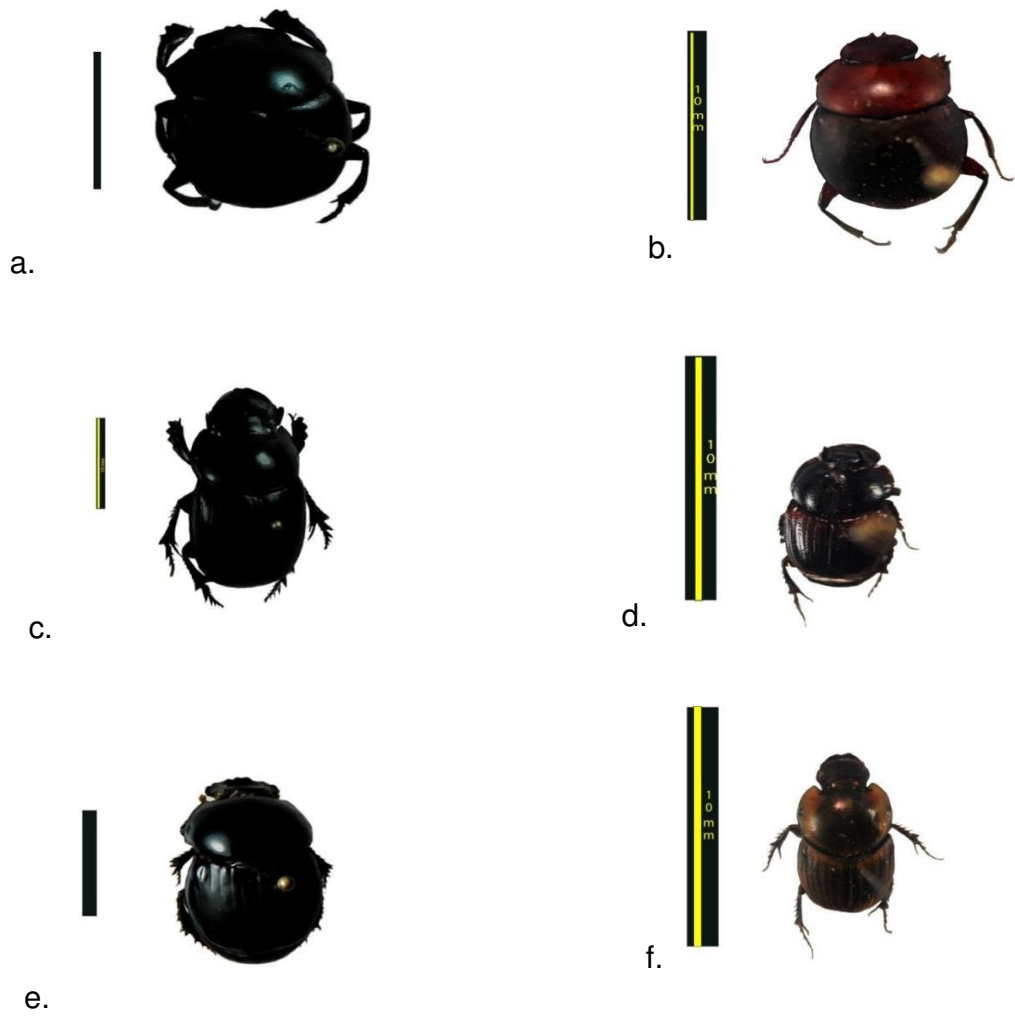


Figura 9. Escarabajos peloteros del área de estudio. (a), *Canthon aequinoctialis*, (b). *Scybalocanthon zischkai*, (c). *Dichotomiun mamilatus*, (d). *Onthophagus haematopus*. . e). *Gromphas amazonica*, (f). *Onthophagus marginicollis*.

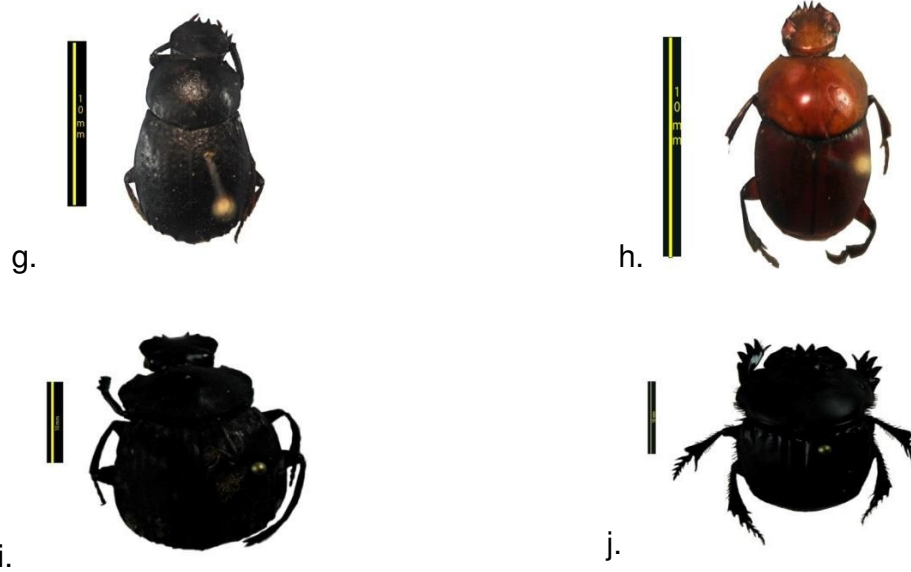


Figura 10. Escarabajos peloteros del área de estudio. (g). *Deltochilum nr. peruanum*, (h). *Canthon quinquemaculatus*, (i). *Deltochilum amazonicum*, (j). *Coprophanaeus telamon*.

Anexo 2

ANALISIS DE MODELO GENERALIZADO LINEAL (GML)

Cuadro 1. Análisis de modelo generalizado lineal para la riqueza de escarabajos peloteros.

Test univariante de significancia para Riqueza					
Efecto	SS	Degr. of	MS	F	p
Intercepción	6786.125	1	6786.125	899.8177	0.000000
Lugar	171.125	1	171.125	22.6906	0.000076
Época	595.125	1	595.125	78.9116	0.000000
Cebo	496.125	1	496.125	65.7845	0.000000
Lugar*época	153.125	1	153.125	20.3039	0.000146
Época *cebo	3.125	1	3.125	0.4144	0.525867
Lugar*cebo	45.125	1	45.125	5.9834	0.022148
Lugar*época*cebo	1.125	1	1.125	0.1492	0.702731
Error	181.000	24	7.542		

Cuadro 2. Análisis de modelo generalizado lineal para la riqueza de escarabajos peloteros.

Test univariante de significancia para Abundancia					
Efecto	SS	Degr. of	MS	F	p
Intercepción	11631870	1	11631870	68.96280	0.000000
Lugar	5738425	1	5738425	34.02186	0.000005
Época	5442525	1	5442525	32.26754	0.000008
Cebo	3006765	1	3006765	17.82645	0.000300
Lugar*época	4265390	1	4265390	25.28856	0.000039
Lugar*cebo	1480490	1	1480490	8.77750	0.006780
Época*cebo	918351	1	918351	5.44470	0.028334
Lugar*época*cebo	953235	1	953235	5.65152	0.025757
Error	4048050	24	168669		

Anexo 3

ANALISIS DE ANOSIM

- TESTS FOR DIFFERENCES BETWEEN Época GROUPS
(across all Lugar groups)
Global Test
Sample statistic (Global R): 0.554
Significance level of sample statistic: 0.1%
Number of permutations: 999 (Random sample from 41409225)
Number of permuted statistics greater than or equal to Global R: 0

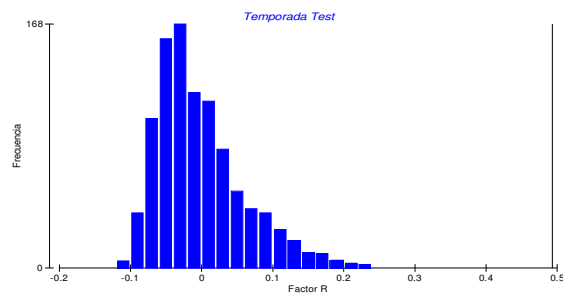


Figura 11. Histograma de la frecuencia del test de análisis de similitud (ANOSIM) comparando las estaciones (húmeda y seca).

- TESTS FOR DIFFERENCES BETWEEN Lugar GROUPS
(across all Época groups)
Global Test
Sample statistic (Global R): 0.467
Significance level of sample statistic: 0.1%
Number of permutations: 999 (Random sample from 41409225)
Number of permuted statistics greater than or equal to Global R: 0

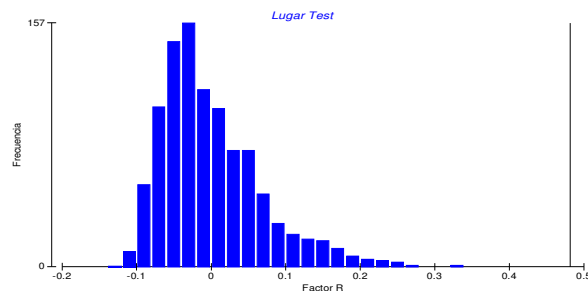


Figura 12. Histograma de la frecuencia del test de análisis de similitud (ANOSIM) comparando los hábitats evaluados (restinga baja y restinga joven).